

ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

BEGRÜNDET VON J. W. SPENGEL

HERAUSGEGEBEN VON PROF. DR. S. BECHER IN GIESSEN

BAND 43

MIT 165 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 23 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1922

Alle Rechte, ¹²¹⁷ namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 6. Dezember 1921.)

	Seite
STEINER, G., Untersuchungen über den allgemeinen Bauplan des Nematodenkörpers. Ein Beitrag zur Aufhellung der Stammesgeschichte und der Verwandtschaftsverhältnisse der Nematoden. Mit Tafel 1—3 und 55 Abbildungen im Text	1
BUSCHKIEL, MARIANNE, <i>Caulleryella pipientis</i> n. sp. Eine neue Schizogregarine aus den Larven der <i>Culex pipiens</i> . Mit Tafel 4—5 und 11 Abbildungen im Text	97
BAUER, GEORG, Die Histologie der Harnblase von <i>Esox lucius</i> und die histologisch-pathologischen Veränderungen derselben hervorgerufen durch <i>Myxidium lieberkühni</i> (BÜTSCHLI). Mit 3 Abbildungen im Text	149

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 8. Februar 1922.)

BECKER, RUDOLF, Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Pferdebandwürmer unter besonderer Berücksichtigung von <i>Anoplocephala magna</i> (ABILDGAARD). Mit Tafel 6 und 17 Abbildungen im Text	171
SLOTOPOLSKY, BENNO, Beiträge zur Kenntnis der Verstümmelungs- und Regenerationsvorgänge am Lacertilienschwanz. Mit Tafel 7—9 und 11 Abbildungen im Text	219

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 3. April 1922.)

PENNERS, ANDREAS, Die Furchung von <i>Tubifex rivulorum</i> LAM. Mit Tafel 10—11 und 35 Abbildungen im Text	323
HESELHAUS, FRANZ, Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen. Mit Tafel 12—22	369

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 1. Juli 1922.)

	Seite
GROEBBELS, FRANZ, Der Hypoglossus der Vögel. Mit 3 Abbildungen im Text	465
SCHREIBER, ERNA, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasser-Ostracoden. Mit 24 Abbildungen im Text	485
MERTON, H., Neue Beiträge zur Anatomie von <i>Temnocephala</i> . Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in Brasilien 1913 bis 1914 von E. BRESSLAU. Mit Tafel 23	539
HERFS, ADOLF, Über einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken. Mit 6 Abbildungen im Text	557

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Untersuchungen über den allgemeinen Bauplan des Nematodenkörpers.

Ein Beitrag zur Aufhellung der Stammesgeschichte
und der Verwandtschaftsverhältnisse der Nematoden.

Von

Dr. phil. G. Steiner.

Mit Tafel 1—3 und 55 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	2
Einleitung	2
Die äußere Form des fertig entwickelten Nematodenkörpers	5
Wirkung der Körperform auf die Organanordnung	17
Das Problem der normalen Orientierung des Nematodenkörpers im Raume	18
Die Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers	31
Die bilateralsymmetrischen Züge am Nematodenkörper	33
Diskussion der Bilateralität des Nematodenkörpers	43
Radiärsymmetrische Züge im Bauplan des Nematodenkörpers	47
Disymmetrien am Nematodenkörper	48
Mehrstrahlige Radiärsymmetrien am Nematodenkörper	53
Die kausale Ergründung des Auftretens radiärsymmetrischer Züge am Nematodenkörper	59
Die am Nematodenkörper vorkommenden Asymmetrien	61
Die kausale Ergründung des Auftretens von Asymmetrien am Nema- todenkörper	80
Die Symmetrieverhältnisse der Nematoden in der Ontogenese	81

	Seite
Form, normale Orientierung und Symmetrieverhältnisse in ihrer Beziehung zur Genese des Nematodenkörpers	82
Verwandschaftliches und Stammesgeschichtliches	85
Leitsätze	88
Nachwort	90
Literaturnachweis	92

Vorwort.

Der Inhalt dieser Abhandlung war ursprünglich gedacht als integrierender Teil einer größeren, die allgemeine Morphologie der Nematoden darstellenden Arbeit.

Diese letztere konnte bis heute nicht fertig gestellt werden. Zur Lösung einzelner Fragen sollte vor allem frisches, lebendes marines Material studiert werden. Dazu fehlt mir der Kriegsverhältnisse wegen die Gelegenheit und infolge eines stets wieder einsetzenden Grenzdienstes auch die Zeit.

Das Nachfolgende ist nur ein gekürzter und auf den speziellen Zweck zugeschnittener Abschnitt jener größeren Arbeit. Dies sei einleitend besonders bemerkt, um manche dieser Darstellung anhaftenden Eigenschaften, zum Teil auch methodologischer Art, zu erklären.

Einleitung.

Als tierische Formengruppen bilden die Nematoden ein gut abgegrenztes geschlossenes Ganzes, dessen verwandschaftliche Beziehungen und dessen systematische Stellung bis heute außerordentlich unsicher waren. Es sind nur wenige Tiergruppen, mit denen sie nicht einmal in nähere verwandschaftliche Beziehungen gebracht wurden. Dies mag die gewesene und heute noch bestehende Unsicherheit zur Genüge charakterisieren. Als ich vor einigen Jahren das Studium dieser Klasse begann, schwebte mir als zunächst zu erstrebendes Ziel die Aufstellung eines genetisch begründeten Systems und die Präzisierung der Verwandschaftsverhältnisse der ganzen Gruppe vor. Die Schwierigkeit des Vorhabens wurde mir erst recht während der folgenden Untersuchungen bewußt, und die größte von diesen Schwierigkeiten ist die, daß der vorhandene Formenreichtum der Klasse noch gar nicht gehoben ist. Eine Unmenge bisher nicht bekannter Arten und Gattungen sind erst noch zu untersuchen, bevor der volle Umfang der Nematodenorganisation

erkannt werden kann, und bereits bekannte Formen sind nach neuen Gesichtspunkten zu studieren.

Erfreulicherweise haben sich in jüngster Zeit eine große Anzahl Forscher eifrig an das Studium unserer Klasse gemacht; so beginnt man auch den sog. freilebenden Nematoden allmählich die ihnen gebührende Aufmerksamkeit zu schenken. Was jahrelange Mißachtung dieser so individuen- und artenreichen ökologischen Gruppe verfehlte, beginnt sich bereits in einer Neuauffassung der Klasse als solcher geltend zu machen. Die Vergangenheit sah in ihr eine hauptsächlich parasitisch lebende kleine Scolecidengruppe; die Zukunft wird in ihr eine der arten- und individuenreichsten Tiergruppen überhaupt sehen, eine Tiergruppe, die in äußerster Anpassungsfähigkeit sich fast alle nur denkbaren Lebensmedien erobert und in konservativem Verbleiben bei der denkbar einfachsten äußeren Form doch einen geradezu ungeheuren Gestaltungsreichtum hervorgebracht hat.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit dem Bauplan des Nematodenkörpers. Ihr Ziel ist, die vielen Besonderheiten dieses Bauplanes und namentlich der Symmetrieverhältnisse, der Architektonik, einmal eingehender kritisch darzustellen und daran anschließend auch historisch zu betrachten.

Daß die Organismen historische Wesen sind und als solche betrachtet sein wollen, braucht hier zur Rechtfertigung unseres Vorgehens nicht näher begründet zu werden.

Wenn wir die Architektonik des Nematodenkörpers zur Aufhellung der Verwandtschaftsverhältnisse desselben herbeiziehen, so geschieht dies nicht in dem Bestreben, etwas mit allen Mitteln beweisen zu wollen, sondern in der Überzeugung, hier vor Tatsachen zu stehen, die eben in dieser Beziehung äußerst wichtig sind, aber bisher der Beachtung entgingen. Ich habe mich nicht mit der Absicht, Verwandtschaftsverhältnisse zu eruieren, an das Studium der Promorphologie des Nematodenkörpers gemacht; vielmehr hat sich mir bei der rein objektiven Beschäftigung mit derselben sekundär immer stärker der Eindruck aufgedrängt, hier vor Tatsachen zu stehen, die für die Beurteilung der Gruppe äußerst wichtig sind.

Ich bin mir dabei voll bewußt, nicht etwas durch seine Neuheit Glänzendes zu bringen, sondern mit Tatsachen zu begründen und zu bestätigen, was Forscher schon vor mir ausgesprochen haben, freilich nur andeutungsweise oder ohne volle Tatsachenbegründung.

Für vieles, was im Nachfolgenden nur kurz gestreift wurde,

muß ich auf meine spätere Arbeit verweisen; dort wird eine gesonderte vergleichende Darstellung sämtlicher Organsysteme und die Aufstellung und genetische Begründung eines Systems der Nematoden folgen.

Methodologisch sollte dies alles den dieser Arbeit am Schlusse folgenden Erörterungen vorangehen; denn persönlich halte ich dafür, daß der einzige Weg, die Verwandtschaft einer Tiergruppe zu bestimmen, der ist, erst die Verwandtschaftsbeziehungen der Vertreter derselben unter sich festzustellen und sich bewußt zu werden, welche von den vorhandenen Formen die primitivste ist.¹⁾ Das hat bisher von all denen, die sich mit der Stammesgeschichte der Nematoden beschäftigten, noch niemand konsequent und einwandfrei durchgeführt. Freilich sind die Rhabditiden öfters als primitive Formen angesprochen worden; aber eine eingehende Begründung blieb stets aus. Der große Gestaltungsreichtum der Klasse, besonders auch die ungeheure Menge freilebender Formen, wurde nie daraufhin näher gesichtet. Dies ist sicher auch der Grund gewesen, daß alles, was bis heute über Nematodenverwandtschaft geschrieben wurde, mehr oder weniger in der Luft hing. Sollen wirklich den Tatsachen entsprechende verwandtschaftliche Beziehungen gesucht werden, so geht es eben nicht an, nur eine ökologische Gruppe zu studieren, wie es bis heute mit den Parasiten unter den Nematoden geschah. Nur die Unkenntnis des ungeheuren Formenreichtums der „freilebenden“ Nematoden macht es verständlich, daß die Idee ausgesprochen werden konnte, die Gruppe sei überhaupt nur ein durch Parasitismus stark umgewandelter und zum Teil sekundär wieder freilebend gewordener Zweig ursprünglich höher entwickelter Tiere (Französische Schule, HUBRECHT, RAUTHER usw.). Es ist nicht ausgeschlossen, daß einige parasitische Formen in der Tat der Wurzel des Stammbaumes der Nematoden relativ nahe stehen, aber sie sind nicht die Ahnen der Gruppe, sondern ein parasitisch gewordener Seitenzweig, wie ja überhaupt das, was wir als parasitische Nematoden in einen Tiegel werfen, aus mehreren unabhängig ent-

1) Ich kann hier NAEF (1917) nur beistimmen, der schreibt: „Um so lückenhafter die Kenntnis der Tatsachen ist, um so umfassender sind dann leicht die aufgestellten phylogenetischen Hypothesen, die in großem Schwung gleich ganze Abteilungen von Tieren „abzuleiten“ geneigt sind, ohne daß man ernstlich versucht hat, auch nur dem stammesgeschichtlichen Werdegang einer Gattung oder Familie durch vollständige Durcharbeitung nahezukommen.“

standen, genetisch nicht in direkten Beziehungen stehenden Gruppen besteht, von denen jede für sich aus freilebenden Formen hervorging.

Deshalb sei nochmals betont, daß nur ein Miteinbeziehen der ganzen vorhandenen Gestaltungsmannigfaltigkeit morphologischer, ontogenetischer und ökologisch-ethologischer Art vermag, Licht in die so verwickelten Verwandtschaftsverhältnisse unserer Gruppe zu bringen. Dies noch um so mehr, als ja paläontologische Daten — es sind nur aus Bernstein Nematoden einer früheren, aber doch nur ganz jungen Erdperiode bekannt — bis heute sozusagen völlig fehlen. Auch die Ontogenese, das sei gleich bemerkt, ist arm an solchen Fingerzeigen.

Der allgemeine Bauplan eines tierischen Körpers ergibt sich: 1. aus seinen Achsen- und Symmetrieverhältnissen, 2. aus seinem Schichtenbau und 3. aus Bau und Anordnung der den Körper zusammensetzenden Organe. In der vorliegenden Abhandlung habe ich das Schwergewicht auf die Darlegung der am Nematodenkörper vorkommenden Achsen- und Symmetrieverhältnisse gelegt und die beiden anderen Punkte nur wenig gestreift. Sie kommen im Rahmen der späteren größeren Arbeit besser in besonderen Kapiteln zur Behandlung.

Hier soll nun zunächst die Gestalt des Nematodenkörpers, d. h. seine räumliche Erscheinung, seine äußere Form näher betrachtet werden. Sie ist ja zum Verständnis des Bauplanes eines Organismus sehr wichtig. Manche Eigenheiten desselben sind bedingt durch Besonderheiten in der Gestalt des Organismus, wie auch der Bauplan hinwieder nicht ohne Einfluß auf diese ist. Zwischen Gestalt und Bauplan herrscht ein ausgeprägtes Wechselverhältnis.

Die äußere Form des fertig entwickelten Nematodenkörpers.

Der Nematodenkörper ist als räumliche Formerscheinung noch nie Gegenstand einer kritischen Untersuchung gewesen. Man nahm die Form einfach als gegeben an, ohne sich über die Art des Geschehens (wenigstens phylogenetisch), das zu ihr führen mußte, Rechenschaft abzulegen.

Als Typus der räumlichen Erscheinung des Nematodenkörpers ist die Spindelform anzusehen. Ihr ist das starke Überwiegen der Länge der Prinzipalachse über die Perilateral- und Dorsoventralachse eigen. Da die letzteren beiden Körperachsen zudem ganz



Fig. A.

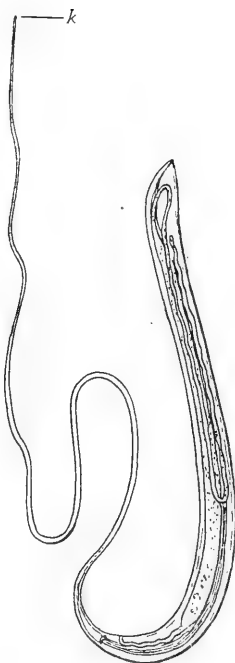


Fig. B.

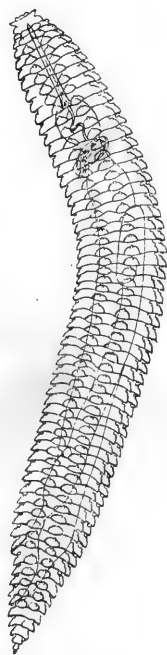


Fig. D.

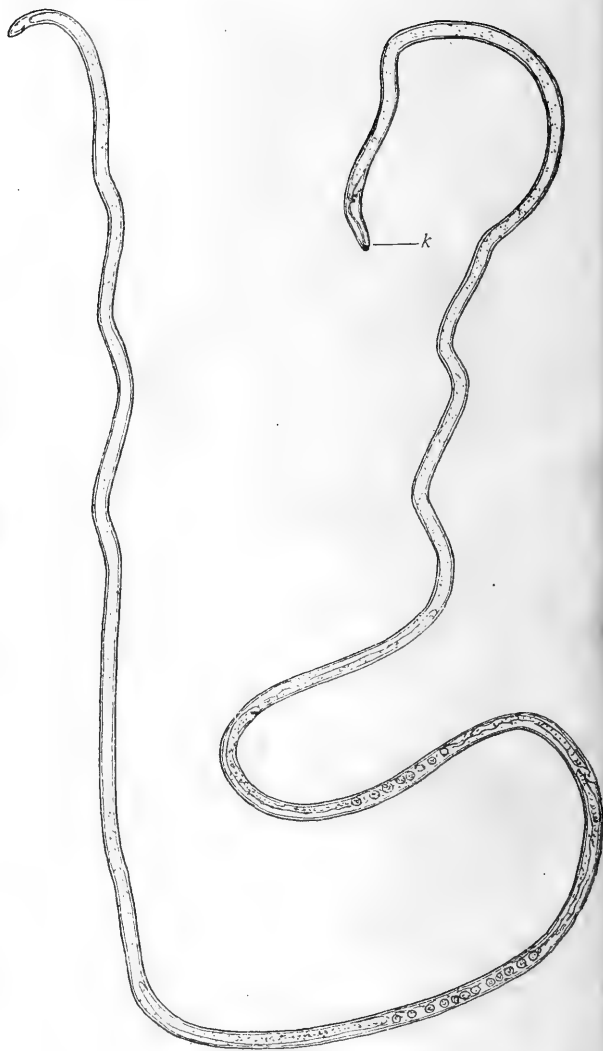


Fig. C.

Fig. A. Weibchen von *Tylopharynx striata*, als Beispiel für spindelförmige Gestalt. Der Körper ist aber nach vorn viel weniger stark verjüngt als nach hinten. Man beachte den langen, am Ende fadenförmigen Schwanzabschnitt. (Original.)

Fig. B. Weibchen von *Trichocephalus trichiurus*. Ein Beispiel mit fadenförmig verjüngtem Vorderende und angeschwollenem Hinterende. *k* Kopfende. (Nach LEUCKART.)

Fig. C. Weibchen einer *Mermis* sp. Ein Beispiel für ausgesprochen fadenförmige Gestalt. *k* Kopfende. (Original.)

Fig. D. *Iota octangulare* COBB. ♀. Ein Beispiel für ausgesprochene Spindelform. Das Tier lebt in der Erde und bewegt sich dort mit Hilfe seiner Schuppen langsam kriechend geradlinig vorwärts; die nach hinten gerichteten Schuppen verhindern beim Zusammenziehen des Körpers in der Richtung der Hauptachse ein Zurückgleiten desselben; die hierauf folgende Streckung des Körpers wird durch die

Elastizität der durch die Muskelkontraktion stark gefalteten Haut bewirkt und schiebt das vordere Körperteil leicht vorwärts; die nach hinten gerichteten Schnuppen gestatten dies. Hierauf folgt wieder eine Kontraktion der Körperlängsmuskeln und bringt das Hinterende auch vorwärts usw. Der Mundstachel wird zum Anbohren und Aussaugen von Pflanzenzellen benutzt. (Vereinfacht nach COBB).

oder doch annähernd gleich sind, so kommt als weitere Eigenschaft der drehrunde Körperquerschnitt, der bei typischer Spindelform nach den beiden Enden der Prinzipalachse hin regelmäßig abnimmt. Der Möglichkeit nach gestaltlicher Mannigfaltigkeit scheinen so recht enge Grenzen gezogen zu sein, da am Nematodenkörper außerdem äußere Anhänge fast ganz fehlen.

Trotz dieser Einförmigkeit der Körpergestalt entsteht doch noch eine gewisse Mannigfaltigkeit der äußeren Form dadurch, daß das Verhältnis der Körperachsen zueinander stark wechselt. Die Spindelform wird durch Verkürzung oder Verlängerung der Prinzipalachse gedrungener oder gestreckter, oder es verjüngt sich das eine Körperteil stärker als das andere. Weiter kann die Spindelform in Fadenform übergehen; zwischen ausgeprägter Spindelform und ausgeprägter Fadenform können sich hinwieder zahlreiche verbindende Mittelformen einschieben. Dann kann der maximale Körperquerschnitt vor, in und hinter der Mitte liegen, wodurch von neuem ein gewisses Variieren der äußeren Formerscheinung hervorgebracht wird. So kommt trotz der einheitlichen und langweiligen Grundform doch noch ein gewisser Gestaltungsreichtum zur Ausbildung, aus dem wir in den Figg. 1—8, Taf. 1 und 2 und den Textfigg. A—D eine Anzahl Formen herausgegriffen und dargestellt haben.

Etwas absonderliche und aberrante Gestalten stellen die Figg. 5 u. 7 dar. Sie lassen sich aber leicht auf die typische Faden- oder Spindelform zurückführen. Das Abweichende an ihnen besteht darin, daß der Körper verdickte und verjüngte Abschnitte abwechselnd aufweist.

Genetisch ist wohl die Spindelform die ältere, wobei wir uns aber die primitivsten Nematoden nicht in extremer, ausgeprägter Spindelform denken dürfen (wie etwa Fig. 2, Taf. 1), sondern in einer Form mit einem Umriss wie etwa in Fig. 1, Taf. 1 oder Textfig. D. Es ist möglich, daß die ältesten Nematoden sogar gestreckt tonnenförmig waren. Die Fadenform ist aus der Spindelform durch Verlängerung der Prinzipalachse hervorgegangen. Wir finden sie aus diesem Grunde hauptsächlich bei großen Formen, während Spindelform kleinen und mittelgroßen Arten zukommt. Daß übrigens die Fadenform sekundär aus der Spindelform hervorging, werde ich in einer späteren Arbeit

an mehreren verwandtschaftlichen Stufenreihen erweisen. Es handelt sich hier also um eine erfahrungsmäßig festgelegte Tatsache.

Auffallen muß allerdings, daß der Nematodenkörper eine viel intensivere Tendenz zum Längenwachstum als zum Dickenwachstum hat. Denn die absolute Dickenzunahme ist stets viel kleiner als die Längenzunahme. Das kann man am ausgeprägtesten an Arten mit starken individuellen Schwankungen der Größenverhältnisse sehen, wie z. B. bei Mermithiden, wo die Länge ein und derselben Art zwischen 20—250 mm und mehr schwanken kann, während die Dicke absolut genommen wenig schwankt. Einzig einige Parasiten, namentlich Pflanzenparasiten, machen davon eine Ausnahme. Hier schwillt der Körper während des Parasitismus zu einer runden oder birnförmigen Blase an, ohne daß entsprechende Zunahme der Länge festzustellen wäre (vgl. Fig. E). Der Grund für dieses scheinbar gegensätzliche Verhalten ergibt sich aus dem Nachfolgenden.

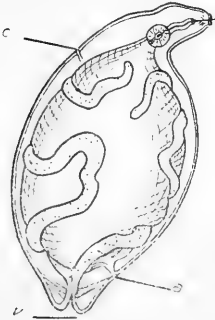


Fig. E.

Bereits kuglig angeschwollenes Weibchen der
Heterodera schachtii SCHMIDT.

a After. v Vulva. e Excretionsporus.

Ursprünglich (bei jüngeren Larvenstadien) lag der After ventro-subterminal; indem der Körper anschwellt, wurde nach und nach die Vulva anscheinbare Hinterende verschoben, und der After öffnet sich nun scheinbar auf der Rückenseite. Stadien, wie diese Figur eins darstellt, sitzen den Wurzeln der Wirtspflanzen (z. B. Zuckerrüben) mit dem Vorderende fest auf und sind natürlich keiner Bewegung mehr fähig. (Nach STRUBELL.)

Pflanzenparasiten, die wie *Heterodera* (Fig. E) oder manche *Tylenchus*- und *Aphelenchus*-Arten kuglig anschwellen, wenn sie einmal an der Wirtspflanze festsitzen und ausgewachsen sind, verlieren jede aktive Bewegungsfähigkeit; sie bedürfen einer solchen auch nicht mehr, da sie in dieser Lebensperiode nur mehr Propagationszwecken leben. Ihre eigene Organisation kann weitgehender Degeneration verfallen, wenn nur dabei die Produktion von Nachkommen und diese selbst nicht leiden. Das ist bei den erwähnten Arten der Fall; durch das Anschwellen zu einer kugligen Form, also durch übermäßiges Dickenwachstum, wird der Hautmuskelschlauch bewegungsunfähig.

Es braucht wohl nicht noch besonders auf den Umstand verwiesen zu werden, daß das Längenwachstum des Nematodenkörpers

etwas ganz anderes ist als das der Anneliden; bei diesen letzteren wird es ja durch Anfügen neuer Metameren erreicht, während der Nematodenkörper in seiner ganzen Ausdehnung als Individuum etwa dem Mundsegment und Endsegment eines Anneliden entspricht.

Dies sich vor Augen zu halten, mag zur richtigen Beurteilung der erreichten Größe resp. Länge einiger Nematoden nicht unwichtig sein.

Die größten Nematoden sind stets Parasiten. Wir kennen keine freilebende Species, die über 30 mm lang wird, während viele Parasiten ja länger sind und in Ausnahmefällen bis 1 m, ja bis $1\frac{1}{2}$ m erreichen können. Die große Masse der freilebenden Formen erreicht nur Längen von 0,5–4 mm. Es hat dies vermutlich nicht nur in rein mechanischen Verhältnissen des Körperbaues seinen Grund, sondern auch darin, daß die Wahrscheinlichkeit einer Körperverletzung bei bedeutender Länge viel größer ist. Dies gilt natürlich nur für die freilebenden Formen; Parasiten sind vor Läsionen viel mehr geschützt, da sie meist in eine Spirale oder einen Knäuel aufgerollt ruhig und sicher an einer Stelle im Wirtskörper liegen bleiben.

Zum Verständnis des Vorgehenden möchte ich darauf aufmerksam machen, daß Läsionen für Nematoden meist tödlichen Ausgang haben, da die Fähigkeit der Regeneration ihnen im Gegensatz zu den Anneliden fehlt. Für erstere bietet also die langgestreckte Gestalt eine viel größere Gefahr als für die letzteren.

Daß übrigens das Längenwachstum das des Querschnittes normal in diesem Maße übertrifft, scheint uns durch den spezifischen Bauplan des Nematodenkörpers bedingt zu sein. Er besteht ja im wesentlichen aus zwei Schläuchen, dem äußern Hautmuskelschlauch und dem in diesen hineingeschobenen Darmschlauch. Der Raum zwischen beiden, die primäre Leibeshöhle, das Schizocöl (vgl. Fig. F), ist mit einer Flüssigkeit gefüllt und enthält nur die Gonaden und ihre Ausführwege und eventuell noch einige Drüsenzellen. Der Hautmuskelschlauch kann sich nur in der Längsrichtung vergrößern, da ja schon seine Elemente rein längsgeordnete sind. Weiter kommt diesem Hautmuskelschlauch neben der Schutz- und Stützfunktion noch ausschließlich die der Bewegung zu. Äußere Anhänge oder Wimpern als Bewegungsorgane fehlen; (nur die kurz-spindelförmigen Desmoscoleciden [vgl. Fig. 6, Taf. 1] besitzen röhrenförmige Borsten, aus denen, wie es scheint, beim Kriechen Plasmafortsätze vorgestreckt werden; eines Pendelns oder Schlängelns ist der Körper nicht fähig);

der schlauchförmige Körper kann nur durch schlängelnde und pendelnde Bewegung um die Hauptachse den Ort wechseln. Dazu ist die Längsordnung der Muskulatur notwendig und in der Tat auch ausschließlich vorhanden. Diese Muskulatur kann aber umgekehrt ihrer funktionellen Aufgabe

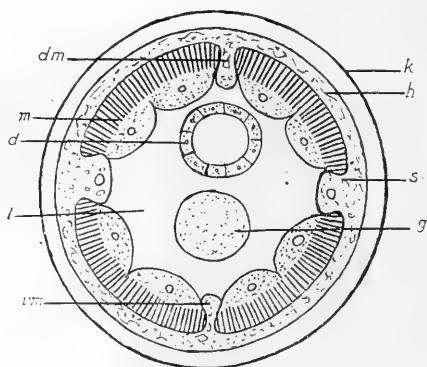


Fig. F.

Fig. F. Schematischer Querschnitt durch den Körper eines männlichen Nematoden, etwas hinter der Körpermitte. *dm* dorsaler Medianwulst. *m* Längsmuskeln. *d* Darm. *vm* ventraler Medianwulst. *g* männlicher Gonoduct. *s* Seitenwulst. *h* Hypodermis. *k* Cuticula. *l* primäre Leibeshöhle.

Fig. G. *Oxyuris blattae* HAMMERSCHMIDT. Schematisch gehaltene Figur, um den Verlauf der Excretionskanäle (Seitenkanäle) und den mit einem Blindsack versehenen Mitteldarm zu zeigen. Man beachte, daß der Excretionsporus sich relativ weit hinten öffnet. Mit dem H-förmigen Verlauf der Seitenkanäle sind dies zwei sehr primitive Eigenschaften. (Vereinfacht nach GALEB.)

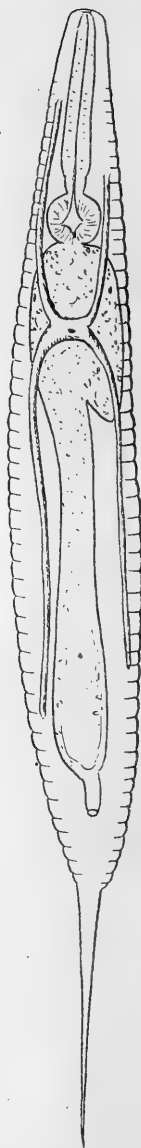


Fig. G.

nur genügen, wenn der Körper seine Spindel- oder Fadenform beibehält. Eine zu starke Dickenzunahme ohne entsprechende Verlängerung in der Hauptachse muß die Wirkung dieser Muskulatur völlig aufheben. Dies wurde oben bereits an dem Beispiel von kuglig anschwellenden Pflanzenparasiten erwiesen.

Natürlich wäre es wichtig, zu wissen, ob die Gestalt primär diese Anordnung der Muskulatur bedingt hat oder ob diese letztere schon primär längs geordnet war. Ich sehe in der Längsordnung

der Muskulatur etwas Ursprüngliches und Primitives¹⁾ und halte dafür, daß sie nicht unwesentlich mit dem so ausgesprochenen Längswachstum des Nematodenkörpers ursächlich zusammenhängt.

In bezug auf den Darmschlauch ist seine ausgesprochen in der Längsrichtung erfolgende Größenzunahme in seinem funktionellen Wesen ebenfalls begründet. Die Ausbildung von Darmblindsäcken, also Verzweigungen des Darmschlauches, trifft man nur bei Nematoden mit relativ großer Dicke und geringer, minimaler Bewegungsfähigkeit (z. B. bei einigen Ascariden, Oxyuriden (vgl. Fig. G) usw.

Hier anschließend wollen wir auch noch den drehrunden Körperdurchschnitt kurz berühren.

Wichtig ist, sich erst klar zu werden, wie mechanisch derselbe zustande kommt.

Da mag betont werden, daß es nicht Füllgewebe ist, das für die mechanische Erklärung herbeigezogen werden kann. Ein einfacher Querschnitt (vgl. Fig. F) bezeugt die altbekannte Tatsache, daß unseren Tieren das Körperparenchym fehlt und daß zwischen Darmrohr und Muskel- resp. Hypodermis Schlauch ein Hohlraum liegt, die bereits erwähnte primäre Leibeshöhle, das Schizocöl.

Zur Herausbildung der drehrunden Form können mechanisch nur zwei Möglichkeiten in Betracht kommen.

1. Die Leibeshöhle ist mit einer Flüssigkeit angefüllt, deren allseitiger Druck die runde Form bedingt. Turgor!

2. Die Körperdecke ist steif und starr und bedingt als Exoskelett die drehrunde Form.

Von diesen zwei mechanischen Möglichkeiten sind sicher beide in unserer Tiergruppe wirksam, vermutlich meist nebeneinander.

Vom Turgor in der Leibeshöhle kann man sich leicht überzeugen, wenn ein Nematode durch Einwirken irgend einer Flüssigkeit mit plötzlicher Kontraktion reagiert. Gewöhnlich klappt dann irgendwo der Hautmuskelschlauch auf, und ein Teil der Leibeshöhlenflüssigkeit mit Darm- oder Gonadenstücken wird ausgeworfen.

Vermutlich ist auch das beim Untersuchen so langweilige Schrumpfen der Nematoden bei nicht ganz sorgfältigem Konservieren auf plötzliches Nachlassen des Turgors zurückzuführen.

Ein Spulwurm stellt in unverletztem Zustande einen straffen

1) Die meromyare Anordnung ist sicher ursprünglicher als die polymyare; wir werden in einer späteren Arbeit eine Reihe von Tatsachen beibringen, die diese Anschauung voll rechtfertigen werden.

elastischen Schlauch dar. Sobald man ihn ansticht, spritzt die das Innere füllende Flüssigkeit in einem Strahle heraus, und der Körper des Tieres wird schlaff, ja formlos.

Doch wäre es sicher durchaus verfehlt, wollte man nur den Turgor für die runde Körperform sämtlicher Nematoden verantwortlich machen.

Namentlich bei freilebenden Formen spielt in dieser Beziehung gewiß auch die stark verdickte Körperdecke, speziell die Cuticula, eine Rolle. Ihr kommt funktionell nicht nur die Bedeutung eines Deck- und Schutzorgans gegen äußere mechanische Insulte, sondern auch die eines Stützorgans zu. Sie wirkt also ebenfalls als Exoskelet. Diese Funktion ist der Nematodencuticula zudem auch schon von lange her zugesprochen worden.

Soviel mir bekannt ist, hat sich bis heute noch niemand mit der Frage der Genese der mehr oder weniger drehrunden Gestalt speziell der Nematoden beschäftigt. Ist dieser drehrunde Körperquerschnitt eine nach Roux „wirkungskausale“ Folge der Lebensweise, also durch diese sekundär hervorgebracht, oder ist die drehrunde Form als „beziehungskausale“ Bildung anzusprechen, eine Bildung, der phylogenetische oder ontogenetische Bedeutung zukommt.

Die Antwort ist schwierig zu geben und bei streng induktivem Vorgehen eigentlich erst nach Behandlung sämtlicher Organsysteme zulässig. Doch können wir bei einer Darstellung des Bauplanes unserer Tiere nicht umhin, darauf näher einzutreten. Vor weiteren Erörterungen wollen wir uns nochmals in Erinnerung bringen, daß der drehrunde Körperquerschnitt an den heute bekannten Nematodenformen eine absolut konstante Erscheinung ist; ich wüßte keine Species zu nennen, der er nicht zukommt.

Es handelt sich also nicht um eine Bildung, die erst von den jetzt lebenden Formen erworben wurde; sicher ist sie von deren Ahnen übernommen worden.

Nun darf als ausgeschlossen betrachtet werden, daß die drehrunde Körperform durch kriechende, respektive auf dem Grunde liegende Lebensweise erworben wurde. Hätten die Ahnen der heute lebenden Nematoden eine solche Lebensweise geführt, so hätte sie sicher abflachend auf die Gestalt gewirkt. Es ist nicht anzunehmen, daß eine solche Lebensweise keine Eindrücke hinterlassen hätte. Wir dürfen deshalb als ausgeschlossen betrachten, daß die direkten Ahnen der Nematoden eine kriechende Lebensweise hatten und

dorso-ventral abgeflachte Tiere waren. In diesem Sinn halte ich — das sei hier schon bemerkt — eine eventuelle Ableitung von den Gastrotrichen über *Trichoderma* für wenig wahrscheinlich; sie wird zudem auch durch andere Verhältnisse widerlegt.

Ja, die dorso-ventrale Abflachung, die doch allein in Frage kommen könnte, zeigt sich am Nematodenkörper auch insofern als etwas völlig Fremdes, als bei den heute lebenden Nematoden die Ventralseite nur bei wenigen hochspezialisierten und des bestimmtesten sekundär angepaßten Formen als Kriech- oder besser Kletterseite benutzt wird.¹⁾

Ich verweise in dieser Beziehung auf das weiter hinten im Kapitel über die normale Orientierung des Nematodenkörpers Gesagte.

Die drehrunde Körperform muß in der Stufenreihe organischer Formbildung, der die Nematoden angehören, etwas ganz Ursprüngliches sein, das nicht nur den durch die heutigen Nematoden dargestellten Stadien dieser Reihe zukam, sondern schon für weiter zurückliegende Stufen typisch war.

Dabei soll noch besonders bemerkt werden, daß wir es für nicht wahrscheinlich halten, daß dieselbe als wirkungskausale Folge von Parasitismus zu deuten sei und die Hypothese stütze, die heutigen Nematoden seien ein durch Parasitismus stark umgewandelter Zweig vermutlich der Arthropoden.

Wir halten es für viel wahrscheinlicher, daß die drehrunde Form schon von einer ebenfalls drehrunden Ahnenform übernommen wurde, und werden in den nachfolgenden Kapiteln weiteres Beweismaterial für diese Ansicht beibringen.

Auch in der Ontogenese wird die drehrunde Form recht früh erreicht, sie ist eigentlich schon da, sobald die epibolisch vom Rücken vorrückenden Ectodermzellen den Blastoporus verschlossen haben.

Metamerie fehlt dem Nematodenkörper ganz. Eine nicht unbeachtliche Zahl freilebender Arten zeigen freilich eine ausgeprägt gegliederte Körperdecke, doch bleibt diese Gliederung immer auf die Cuticula beschränkt und greift nie auf tiefere Körperschichten über. Ich werde eine Anzahl sehr interessant gegliederter Formen in meiner in Vorbereitung befindlichen Arbeit über die marinen Ne-

1) Eine besondere, aber noch nicht abgeklärte Stellung scheinen in dieser Beziehung die Vertreter der Genera *Craspedonema* und *Bunonema* einzunehmen.

matoden der Westküste Afrikas und in derjenigen über die Nematoden der Deutschen Tiefsee-Expedition eingehend darstellen. Hier will ich mich beschränken auf die Erwähnung bereits bekannter Gattungen mit solcher Hautgliederung, nämlich: *Desmodora*, *Monoposthia*, *Euchromadora*, *Desmoscolex* usw.

Die übrigen Organsysteme zeigen nie typisch metamere Gliederung. Wenn am Darmrohr fast durchgehends eine ausgeprägte Sonderung in Vorderdarm, Mitteldarm und Rectum vorkommt, so entspricht dies eben keiner Metamerie, sondern bloß einer Gliederung, wie sie bereits auf der Trochophorastufe erlangt wurde.

Wir können die Darstellung der äußeren Form des Nematodenkörpers nicht verlassen, ohne noch die verschiedenen Körperöffnungen kurz berührt zu haben, erhält doch auch die Form durch sie einige spezifische Züge. Zudem ist sicher ihre Lage ebenfalls von großer Bedeutung für die Aufhellung der Verwandtschaftsverhältnisse der Gruppe.

Der Mund liegt konstant terminal vorn an der heteropolen Körperachse. Kommen leichte Verschiebungen dorsad,¹⁾ laterad oder ventrad vor, so sind sie so unbedeutend, daß an der terminalen Lage nichts geändert wird; solche Verschiebungen sind zudem stets als sekundäre Erscheinung aufzufassen, die ihren Grund in spezieller Lebensweise haben, was in den einzelnen Fällen stets leicht nachzuweisen ist.

Dies gilt beispielsweise von den 3 Genera *Ancylostoma*, *Uncinaria* und *Necator*, die Looss zu der Unterfamilie der Ancylostominae vereinigt, hauptsächlich deshalb, weil sie alle ein dorsad gebogenes Vorderende mit dorsad gerichteter Mundkapsel besitzen. Diese Besonderheit hat ihren Grund darin, daß diese Tiere sich, die Dorsalseite der Darmwand zugekehrt, mit dem Munde an dieser festsaugen. Die dorso-subterminale Lage des Mundes ist hier sicherlich nichts Primäres, sondern eine sekundäre Anpassungserscheinung an die Sauglage des Körpers.²⁾

1) Für die Lagebezeichnungen am Nematodenkörper habe ich die Vorschläge von F. E. SCHULZE angenommen (F. E. SCHULZE, Über die Bezeichnung von Lage und Richtung im Tierkörper, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1893, p. 6—11).

2) Auch die Rückverschiebung der Mundöffnung auf die Bauchseite kommt vor, z. B. bei einigen *Parameris*-Arten. Ich habe diesen Verhältnissen in einer kürzlich erschienenen Arbeit eine kleine Betrachtung gewidmet und auf den mutmaßlichen Zusammenhang dieser Erscheinung mit

In der Ontogenese wird der Mund sehr früh terminal ans Vorderende verlagert; nach den letzten vorliegenden Untersuchungen scheint es wahrscheinlich, daß er aus dem letzten unverschlossen bleibenden Rest des Blastoporus hervorgeht.

Doch läßt sich eben aus dem Ablauf der Ontogenese mit Sicherheit auf eine ursprünglich ventrale Lage des Mundes schließen. Er wurde dann allmählich ans Vorderende verlagert; seine konstant terminale Lage bei den Nematoden muß namentlich bei einem Vergleich mit den Rotatorien besonders auffallen.

Die Afteröffnung liegt am Nematodenkörper auf der Bauchseite, meist stark nach hinten verschoben. Als Bauchseite bezeichne ich hier dem Usus gemäß eben die durch After, Geschlechtsöffnung und Porus excretorius gezeichnete Körperseite; doch werde ich bald zeigen, daß diese Bezeichnungsweise keine so sicher feststehende ist.

Der After liegt also typischerweise nicht mehr in der Körperachse, doch kann er ausnahmsweise durch Schwund des Schwanzabschnittes sekundär terminal verlagert werden. Ich bemerke ausdrücklich sekundär; denn wie ich weiter unten ausführen werde, müssen wir annehmen, daß die Primitivnematoden einen Schwanz besaßen. Zur Stütze dieser Ansicht sei hier nur bemerkt, daß bei zahlreichen Nematoden ohne oder mit nur kurzem Schwanz langschwänzige Larvenstadien beobachtet sind (*Dorylaimus*-Arten, Mermithiden-Arten usw.). Der verlängerte Schwanz wird dann bei den verschiedenen Häutungen ganz oder teilweise reduziert. Vielfach ist der After auch nur beim Männchen terminal verschoben, eine Erscheinung, die mit großer Wahrscheinlichkeit eine Erleichterung des Copulationsaktes bewirkt und folglich als Anpassung zu taxieren ist; denn beim Männchen sind After und Geschlechtsöffnung stets vereinigt. Kommt dann mit dem After die Geschlechtsöffnung terminal ans Hinterende, so bietet der völlige Schwund des Schwanzes namentlich bei den bursatragenden Formen bestimmt eine Erleichterung des Copulationsaktes.

Halten wir also fest, daß der After am Nematodenkörper typischerweise ventral liegt. Diese ventrale Lage kam aber erst mit der Bildung eines Drüsenapparats und damit auch eines Schwanz-

anderen Umlagerungen am Vorderende dieser Tiere hingewiesen; dort wurde auch der Versuch einer ursächlichen Erfassung des Vorganges gemacht. Vgl. STEINER, G., Studien an Nematoden aus der Niederelbe, I. Teil, Mermithiden. Mitt. a. d. Zool. Mus. (in: 2. Beiheft z. Jahrb. Hamb. wiss. Anstalten, Vol. 35, 1918, p. 95).

abschnittes am Hinterende zustande. Der Drüsenapparat, eine Fixationseinrichtung, wurde hier merkwürdigerweise ganz im Gegensatz zu den Rotatorien, wo er ventral steht, dorsal vom After gebildet. Erst die Entstehung und Ausbildung dieses Apparats gab den Anstoß zur Ausbildung eines als Schwanz bezeichneten Abschnittes hinter dem After. Nicht ein funktionsloser absolut „zweckloser“ Schwanzanhang, in welchem dann später zufällig Fixationsdrüsen sich ausbildeten, war das Primäre, sondern die Drüse. Es wird dies in meiner späteren Arbeit an entsprechenden Stufenreihen eingehend dargelegt werden. Den Schwanzdrüsenapparat sehe ich als typisch schon für die Primitivnematoden an. Doch werde ich weiter unten auf diese Ansicht zurückkommen. Hier sollte festgestellt werden, daß bei den Ahnen unserer Nematoden der After noch terminal oder doch nur wenig ventrosubterminal lag. Wenn das Hinterende dieser Ahnen mit der Unterlage in Berührung kam, erhielt der dorsal vom After liegende Abschnitt Lagebeziehungen, als deren Reaktion der Schwanzdrüsenapparat entstand und seine heutige funktionelle Ausbildung erreichte.

Die Lage der Geschlechtsöffnung ist bei den Geschlechtern verschieden. Auffallen muß, daß sie beim Männchen mit absoluter Konstanz stets mit dem After zusammenfällt; beim Weibchen ist sie im Gegensatz dazu immer vom After getrennt und in ihrer Lage äußerst variabel. Sie kann nämlich ganz nahe vor dem After münden, aber entlang der ventralen Mediallinie jede nur denkbare Lage bis nahe der Mundöffnung einnehmen. Relativ am häufigsten mündet sie freilich in der Nähe der Körpermitte.

Beim Männchen haben wir also konstante Verbindung der Geschlechtsöffnung mit dem After; im weiblichen Geschlecht je nach Gattung und Art ein außerordentliches Variieren der Lage derselben, aber, soviel mir bekannt, nie eine Verbindung mit dem After. Ich kann mir dieses auffällige Verhalten nur so deuten: die ursprüngliche Lage der Geschlechtsöffnung am Nematodenkörper war die mit dem After zusammen, wie das Männchen uns dies heute noch zeigt; beim Weibchen kam aber eine Trennung derselben vom After und eine Verschiebung nach vorn aus Gründen, die ich weiter unten eingehend darstellen werde, zustande.

Ähnliches wie über die weibliche Geschlechtsöffnung läßt sich vom Porus excretorius sagen; seine Lage schwankt ebenfalls je

nach Gattung und Species stark, doch liegt er nie dem After so genähert wie die Vulva. Auch hier deutet aber manches an, daß er bei den Ahnen unserer Nematoden dem After mindestens sehr genähert, wenn nicht ebenfalls mit diesem vereinigt war. Doch darüber weiter unten mehr.

Wirkung der Körperform auf die Organanordnung.

Die langgestreckte Gestalt mit dem drehrunden Körperquerschnitt ist bestimmend auch für die Anordnung der Gonaden und Gonoducte, der Schwanzdrüsenzellen und anderer Bildungen, die in der Leibeshöhle liegen; das läßt sich auf Schritt und Tritt verfolgen und ist auch bei der Aufdeckung der Genese derselben im Auge zu behalten.

Diesen Organen wird die Möglichkeit der Ausdehnung in die Breite genommen, dafür aber diejenige in die Länge gewaltig gesteigert. Es ist klar, daß diese Verhältnisse in erster Linie auf paarige, bei den Ahnenformen in der Leibeshöhle nebeneinanderliegende Organe einwirken müssen. Sie erlauben das Nebeneinanderliegen derselben nicht mehr und bedingen entweder die Reduktion und schließlich das Schwinden eines Organs zugunsten des Partners oder benötigen ein Hintereinanderliegen der früher nebeneinanderliegenden Organe, also eine sekundäre Verschiebung derselben in der Richtung der Prinzipalachse, eine seriale Anordnung. So bewirkt die Körperform eine ganze Anzahl von Asymmetrien. Nun wird ja niemand in asymmetrischen Verhältnissen primitive Charaktere sehen; es ist ja eine lange und allgemein bekannte Tatsache, daß Asymmetrie bei den Organismen stets eine sekundäre Erscheinung ist, das gilt auch bei den Nematoden.

Wir haben uns dieser Tatsache bei der Beurteilung des Bauplanes unserer Tiere stets zu erinnern. Sie wird uns die Mittel geben, manche Besonderheiten der Organanordnung leicht zu erklären, es sei nur kurz an die seriale Ordnung der Gonaden und der Schwanzdrüsen erinnert, auf die wir dann weiter unten zu sprechen kommen werden.

Auch der kreisrunde Querschnitt mag nicht ohne Einwirkung auf die Lagerung einzelner Organe sein. Er erleichtert und fördert radiärsymmetrische Tendenzen, ist aber bilateralsymmetrischer Anordnung eher hinderlich, was namentlich bei einem Vergleich mit dorsoventral abgeflachten Tieren auffällt.

Wir haben hier also ein typisches Beispiel dafür, wie die Elemente eines zusammengesetzten Individuums in Konkurrenz geraten und sich den Lebensraum streitig machen. Der Raummangel wird zum aktiv wirkenden Druck; aus einem Nebeneinander wird ein Nacheinander, oder vielfach wird der eine Paarling eines paarigen Organs direkt zum Schwinden gebracht und ausgemerzt.

Zum Verständnis des Nematodenkörpers, namentlich auch seines Bauplanes, ist die Kenntnis seiner normalen Orientierung im Raume sehr wichtig. Wir werden daher erst auf dieses Problem eingehen. Die Tatsachen, die sich dabei ergeben, beleuchten in hervorragender Weise die anschließend behandelten Symmetrieverhältnisse.

Das Problem der normalen Orientierung des Nematodenkörpers im Raume.

Ein Hauptproblem für die Beurteilung des Bauplanes und daran anschließend der Genese des Nematodenkörpers bildet die Frage, wie derselbe im Raume zu orientieren sei, d. h. welche Stellung, welche Lage nimmt der lebende Nematodenkörper normalerweise zu seiner Unterlage, zu seiner Umgebung ein; wie wird die Körperachse orientiert; welche Körperseite kommt der Unterlage aufzuliegen? usw. Es sind dies scheinbar einfache Fragen, die vermutlich ihrer Einfachheit wegen bisher noch nie diskutiert wurden.

Ich habe nur in HATSCHKE'S ideenreichem Lehrbuch und bei BASTIAN einen Hinweis in dieser Richtung gefunden. HATSCHKE bemerkt: „...; so ist z. B. die Zurückführung des ringförmigen Zentralnervensystems auf dasjenige der Scoleciden ganz unsicher; ja dies gilt sogar in bezug auf die übliche Auffassung von Bauch- und Rückenseite der Nematoden, welche nur in der Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung eine Begründung findet; diese Körperseiten sind bei den Nematoden sowohl äußerlich als auch innerlich auch nur sehr wenig voneinander verschieden.“

BASTIAN, der die Nematoden in nähere verwandtschaftliche Beziehung zu den Echinodermen bringt, homologisiert die Dorsalseite der Rotatorien mit der sog. Ventralseite der Nematoden und der Dorsalseite der Echinodermen. Die Frage der normalen Orientierung des Nematodenkörpers im Raume berührt er nicht.

Wir werden in der Lage sein, zu zeigen, daß das hier angeschnittene Problem für die Auffassung des Nematodenkörpers an

sich und für seine Genese von größter Bedeutung ist. Es kommt ja oft, sehr oft vor, daß einfache Fragestellungen uns weite Ausblicke und Lösungen bringen und scheinbar Selbstverständliches über den Haufen werfen. Das gilt auch hier.

Bisher wurde am Nematodenkörper diejenige Seite, auf der After, Geschlechtsöffnungen und Porus excretorius münden, als Bauchseite bezeichnet. Man gab sich dabei aber nicht Rechenschaft, ob diese Körperseite funktionell auch wirklich Bauchseite sei, d. h. ob sie bei der Bewegung und in der normalen Ruhelage der Tiere auch wirklich nach unten gekehrt sei, resp. der Unterlage aufruhe.

Eine Prüfung dieser Frage gibt recht interessante Resultate. Wer sich je mit Nematoden, namentlich auch mit freilebenden, die ich hier als weit wichtiger als die Parasiten ansehe, beschäftigt hat, weiß, daß diese Tiere fast stets auf einer Seite liegen, sei es nun die rechte oder die linke. Die Bauchseite sieht man dann wie die Rückenseite im Profil. Alle Nematodenforscher wissen auch, welche Mühe es oft erheischt, einen lebenden und auch einen toten Nematoden auf die Bauchseite oder die Rückenseite zu drehen.

Die Nematoden liegen also der Unterlage mit einer Seitenfläche auf und rollen in zahlreichen Fällen dabei das Hinterende spiralig nach der sog. Bauchseite ein. Dieselbe Lage wird meist auch bei der Fortbewegung eingenommen. Ist letztere ein Schwimmen, so werden Vorder- und Hinterende rasch und energisch in der meist horizontal gestellten Medianebene hin- und hergeschlagen. Auch das Vorwärtsschlängeln auf einer Unterlage besteht aus derselben Bewegungsweise, allerdings in einem weniger energischen Tempo.

Die Nematoden nehmen also eine auf den ersten Blick recht sonderbare Körperlage ein, namentlich auch im Vergleich mit den Formen, die wie die Rotatorien, Gastrotrichen und Kinorhynchen gewöhnlich mit ihnen zu einer höheren systematischen Gruppe vereinigt werden. Die Rotatorien orientieren sich so, daß die meist zusammen oder nahe beieinander mündenden Öffnungen wie After, Geschlechtsöffnung und Excretionsporus dorsal an der Fußbasis liegen. Die Gegenseite funktioniert dann tatsächlich auch als Bauchseite und trägt als weiteres charakteristisches Merkmal die Mundöffnung. Letztere darf namentlich bei Bilaterien als kennzeichnend für die Bauchseite dienen.

Bei den Gastrotrichen, die den Rotatorien nahe stehen, mündet der After zusammen mit der weiblichen Geschlechtsöffnung

dorsal zwischen der Schwanzgabel, während die Pori des Excretions-systems nahe am Hinterende ventral sich öffnen (ob immer?).

Die Kinorhynchen besitzen einen terminalen After, aber dorsal am drittletzten Segment mündende Excretionskanäle und am letzten Segment bauchwärts sich öffnende Geschlechtsöffnungen.

Dabei ist der Mund der Gastrotreichen ventrosubterminal, der der Echinoderiden aber ausgeprägt terminal. In beiden Gruppen funktioniert die Bauchseite auch als solche; sie ist Kriechfläche, und beide Gruppen zeigen infolgedessen typische dorsoventrale Abflachung. Diese letztere kommt auch zahlreichen Rotatorien zu.

Die Nematomorpha und Echinorhyncha lasse ich hier weg; sie gehören sicher nicht in den Verwandtschaftskreis der oben aufgeführten Gruppen.

Die Frage ist nun, ergeben sich trotz der Verschiedenheiten in der Lage der erwähnten Körperöffnungen bei den verschiedenen Gruppen Beziehungen untereinander. Lassen sich für die besondere Lage der Körperöffnungen der Nematoden „beziehungskausale“ Zusammenhänge mit allen oder doch mit einer der drei übrigen Gruppen herstellen.

In Verfolgung dieses Gedankenganges ist es außerordentlich verführerisch, die Körperöffnungen der Nematoden mit jenen der Rotatorien zu homologisieren und in bezug auf die Bauchseite sei es die eine oder die andere Gruppe anders, als es bisher üblich war, zu orientieren.

Drehen wir z. B. den Nematodenkörper entgegen dem gewöhnlichen Gebrauch um 180° und homologisieren die Bauchseite des Nematodenkörpers mit der Dorsalseite des Rotatorienkörpers, so würde sich weitgehende Übereinstimmung der beiden Gruppen ergeben.

Vor allem ließe sich das Lageverhältnis der Körperöffnungen der Nematoden leicht aus demjenigen der Rotatorien ableiten und zwar auf folgende Art.

Es wurde schon weiter oben betont, daß bei den Ahnen unserer Nematoden sicher die Geschlechtsöffnung mit dem After gemeinsam mündete, also so, wie es heute durchgehends noch die Männchen zeigen. Daß die Verlagerung der Vulva nach vorn eine sekundäre sei, ergebe sich vor allem daraus, daß ihre Lage außerordentlich schwanke. Die Ursache der Verlagerung ist in dem Wechselverhältnis von Körpergestalt und Gonaden gegeben. Die Ahnen der

Nematoden besaßen in beiden Geschlechtern paarige und nebeneinander gelagerte Gonaden, ähnlich wie wir es heute noch bei den digononten Rotatorien sehen. Auf die nähere Beweisführung dieses Satzes werden wir weiter unten zurückkommen. Nun gestattet aber die einmal erworbene schlanke, schlauchförmige Gestalt der Nematoden keinen Nebeneinanderlagern der Gonaden nicht mehr, namentlich nicht der so voluminösen Ovarien, Eileiter und Uteri, wenn die letzteren mit reifen Eiern angefüllt sind. Die einfachste mechanische Lösung war, aus dem Nebeneinander ein Nacheinander entstehen zu lassen. Das war der erste Anstoß zur Verlagerung der Vulva nach vorn. Die männliche Geschlechtsöffnung aber konnte hinten mit dem After vereinigt bleiben, da die abzuleitenden Geschlechtsprodukte nie so voluminös sind wie beim Weibchen. Sekundär ist dann in beiden Geschlechtern bei manchen Arten und Genera die eine oder die andere der Gonaden geschwunden, und als Resultat blieb ein unpaarer Hode oder ein unpaares Ovar. War es das hintere Ovar, das schwand, so konnte die Vulva tertiär wieder caudad verlagert werden oder dann noch weiter orad, wenn der vordere Gonadenast rudimentär wurde.

Auch der Excretionsporus lag bei den Ahnen unserer Nematoden weiter hinten, als dies heute der Fall ist, wo er ja meist vor der Cardia mündet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß Verhältnisse, wie wir sie bei *Oxyuris diezingi* und anderen Oxyuriden (vgl. Fig. G) kennen, zu den primitivsten gehören.

Ein Orientieren des Nematodenkörpers, wie es hier dargelegt wurde, brächte die Kluft, die sonst in der Lage des Afters, der Geschlechtsöffnungen und auch des Porus zwischen den Nematoden und den erwähnten Gruppen besteht, zum Schwinden.

Weiter würde die Homologisierung der Bauchseite der Nematoden mit der Dorsalseite der Gastrotrichen und Rotatorien für die Ableitung des Schwanzdrüsensystems von großer Bedeutung sein. Wie wir die Tiere heute orientieren, müssen wir annehmen, daß dieses Fixationsorgan das eine Mal auf der Bauchseite (Rotatorien), das andere Mal auf der Rückenseite (Nematoden) entstanden sei. Wir können uns eine solche doppelte Entstehungsart nur denken, wenn die Ahnen der beiden Gruppen so orientiert waren, daß sowohl die Bauch- als die Rückenseite unter der Reizwirkung der Unterlage waren, d. h., daß schon die Ahnen die Gewohnheit hatten, sich mit dem Hinterende der Unterlage aufzulegen.

Die ganze Ableitung dieser Bildung würde, wie leicht zu er-

sehen ist, durch ein Homologisieren der Bauchseite der Nematoden mit der Rückenseite der Rotatorien und Gastrotrichen oder umgekehrt außerordentlich vereinfacht.

Leider steht diesem Vorgehen die Ontogenese entgegen. Bei den Nematoden ergibt sich die heute als Bauchseite bezeichnete Körperseite auch in der individuellen Entwicklung als solche. Der Mund soll, wie oben bereits erwähnt wurde, der beim Blastoporusverschluß überbleibende letzte Rest des Urmundes sein und also auch erst sekundär eine ausgesprochen terminale Lage einnehmen. Es ist dies aber nicht unwidersprochen geblieben, indem von anderer Seite die Feststellung gemacht wurde, daß der Blastoporus sich vollständig schließe und der Mund ohne Beziehung zu diesem weiter vorn als ectodermale Einstülpung entstehe. Doch scheint die erste Ansicht besser den Tatsachen zu entsprechen.

Auch die übrigen Körperöffnungen sollen am Embryo ventral entstehen, der Schwanzdrüsenapparat also eine Bildung der Dorsal-seite sein.

Die Ontogenese der Rädertiere ist noch wenig bekannt; doch soll bei ihnen der Fuß und sein Drüsenkomplex schon relativ früh aus der Ventralseite hervorsprossen.

Ein Homologisieren der beiden Körperseiten stößt also hauptsächlich auf Hindernisse, die in der Ontogenese liegen, nicht aber auf solche in der Orientierung erwachsener Tiere; denn die Bauchseite der Nematoden funktioniert, wie wir gleich sehen werden, normalerweise nicht als solche, könnte also aus diesem Grunde gut mit der Rückenseite der Rotatorien und Gastrotrichen homologisiert werden.

Es ist möglich, daß weitere Untersuchungen gerade über die Bildung der Körperöffnungen in der Ontogenese der erwähnten Gruppen doch noch Resultate in dem oben angedeuteten Sinne zeitigen. Was heute darüber vorliegt, darf als unsicher gelten, muß aber vor der Widerlegung für uns doch maßgebend bleiben.

Aus dem Vorangehenden geht soviel hervor, daß die in üblicher Weise bei den Nematoden als Ventralseite bezeichnete Körperfläche normalerweise nicht als solche funktioniert. Vielmehr liegen diese Tiere fast stets auf einer der Seitenflächen. Diese merkwürdige Lage schien mir so außerordentlich, daß ich nicht begreifen konnte, daß sie bis heute noch niemand hervorgehoben hatte. Ich ging der Sache etwas nach und fand, daß diese sonderbare Lage ebenfalls nicht die Normallage der meisten Nematoden darstellt, sondern daß

wir als Normallage des Nematodenkörpers eine Lage bezeichnen müssen, bei der die Schwanzspitze der Unterlage mit Hilfe des Schwanzdrüsensecrets aufsitzt und der Körper senkrecht oder mehr oder weniger schief von derselben absteht. Nicht eine der Seitenflächen des Körpers ruht auf der Unterlage, sondern die Schwanzspitze (vgl. Fig. R—T). Unsere Tiere führen, was die freilebenden betrifft, zu einem großen Teile halbsessile Lebensweise. Dies gilt ohne Ausnahme für sämtliche mit Schwanzdrüsenzellen versehene Formen. Den Beweis für diese Behauptung werden wir gleich erbringen.

Eine ganze Anzahl mariner, aber auch einige das Süßwasser bewohnende Formen besitzen Ocellen, sei es nun in Form eines einfachen roten oder schwarzen oder anders farbigen Pigmentfleckens oder in Form von Pigmentbecherchen mit aufliegenden Linsenkörperchen. Es sei nur auf einige wenige Formen verwiesen, wie *Thoracostoma*, *Eurystoma*, *Chromadora*, *Enoplus*, *Cyatholaimus*, *Enchelidium* usw.

Diese Ocellen sind stets dem Vorderende genähert und liegen mit ganz wenigen Ausnahmen immer lateral dem Ösophagus auf; nur in einigen wenigen Fällen sind sie leicht dorsad oder auch ventrad verschoben (z. B. *Cyatholaimus caecus* var. *ophthalmophorus* STEINER oder *C. ocellatus* de MAN, manchen *Tricoma*-Arten, *Desmoscolex*-Arten usw.).

Falls nun eine der Seitenflächen normalerweise der Unterlage aufliegen würde, wäre das Vorhandensein von Ocellen dort ganz widersinnig: so arbeitet die Natur nicht. Wir dürfen schon aus diesem Grunde annehmen, daß eine solche Körperlage nicht der Normallage entsprechen kann. Aber auch wenn unsere Tiere auf einer der Medianseiten aufliegen würden, wäre die Bildung von Ocellen in den Seitenlinien unverständlich; denn falls die Bauchseite der Unterlage zugekehrt wäre, würden die Augen nicht dort sein, wo sie von den Reizen getroffen werden können, zu deren Aufnahme sie doch da sind. Berücksichtigen wir noch den Wohnraum und die drehrunde Körperform, so würden die Ocellen auch in diesem Falle vielfach im Sande stecken, wären also nicht funktionsfähig. Nein, gerade diese Anordnung der Ocellen in den beiden Seitenlinien nahe dem Vorderende beweist deutlich, daß die oben erwähnte Körperstellung die normale sein muß. Das wird uns auch durch die Lage der Linsen dieser Ocellen bestätigt; diese Linsen sind nämlich stets orad, d. h. nach vorn gerichtet, nie seitwärts vom

Körper ab (vgl. Fig. H)! Die Lichtstrahlen treffen diese Linsen nur, wenn sie von vorn kommen. Sind aber die Linsen und mit



Fig. H. *Thoracostoma lobatum* STEINER.

Nur das äußerste Vorderende des Tieres ist gezeichnet und zwar von der Seite, um einen Ocellus mit eingesenkter Linse zu zeigen. Man beachte, daß der Pigmentbecher genau in der Seitenlinie liegt, nach vorn orad sich öffnet und die Linse dort trägt. Das den Becher bildende Pigment ist in Wirklichkeit karminrot gefärbt. (Original.)

ihnen die Ocellen den einfallenden Lichtstrahlen zugewendet, so bedingt dies auch ein Einstellen der Körperachse gleichsinnig mit der

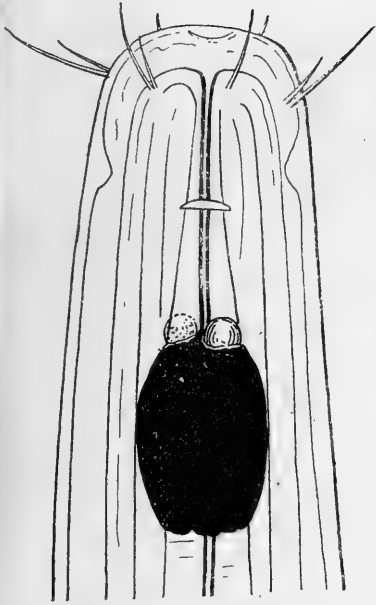


Fig. J.

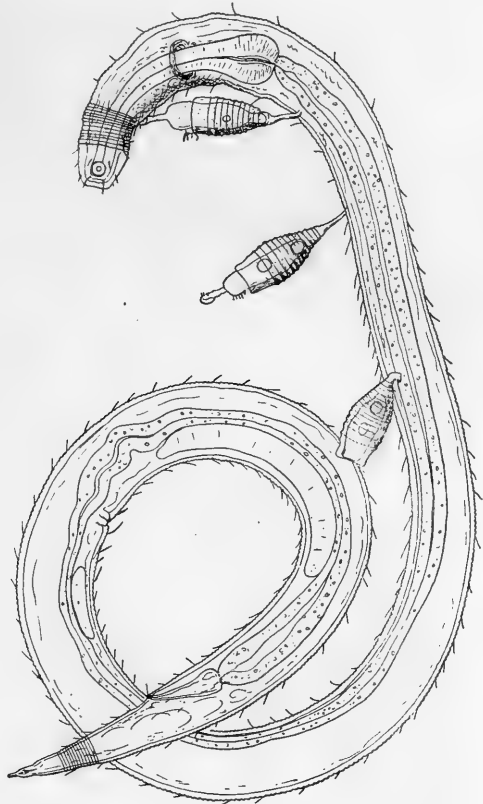


Fig. K.

Fig. J. *Enchelidium japonicum* STEINER. Eine Form mit einem das dünne Ösophagusrohr ringförmig umgebenden Pigmentring; man sieht die ebenfalls genau lateral liegenden und orad gerichteten Linsen sowohl der linken als der rechten Körperseite, da das Tier ganz durchsichtig ist. Das Pigment ist in Wirklichkeit von hochroter Farbe. (Original.)

Fig. K. *Mastodex kerkuelensis* STEINER. Ein Tier mit auf der Ventralseite stehenden Epizoen. Es ist dies doch ein sicherer Beweis dafür, daß diese Bauchseite nicht Kriechseite sein kann. Die Anordnung der Epizoen zeigt deutlich, daß für unsere Tiere nur eine Orientierung normal sein kann, wie sie nebenstehend im Text postuliert wurde. Unser Exemplar hat im Todeskampfe das Hinterende spiralförmig eingerollt; es ist dies natürlich keine normale Stellung. In der Ausbeute der Deutschen Südpolar-Expedition (GAUSS) fand ich übrigens Formen (z. B. *Desmoscolex*-Arten aus 3429 m Meerestiefe), bei denen der Körper vom Kopf bis zur Schwanzspitze und dorsal, lateral und ventral mit überaus zahlreichen Acineten besetzt war.

Richtung der Lichtstrahlen, also meistens mehr oder wenig senkrecht zur Unterlage.

Zu weiterer Bekräftigung unserer Ansicht sei noch bemerkt, daß es auch einige Nematodenarten gibt (z. B. *Enchelidium*-Arten [vgl. Fig. J]), die ringförmig den Ösophagus umgebende Ocellen besitzen, wo also rings um das Ösophagusrohr der Lichtperception dienendes Pigment gelagert ist. Wenn wir berücksichtigen, daß dieses nur der Reizwirkung von Lichtstrahlen seine Entstehung verdankt, so kann der Körper dieser Tiere normalerweise nur in dem oben angegebenen Sinne orientiert sein.

Nun wurde eingangs bemerkt, daß bei einigen Arten eine leichte Verschiebung der Ocellen dorsad oder auch ventrad stattgefunden habe; diese könnte nun Anlaß sein zu glauben, in diesen Fällen sei der Körper doch so orientiert, daß er mit der Bauchseite resp. der Rückenseite (*Tricoma*) der Unterlage aufliege. Dem ist aber auch hier nicht so; denn trotz der dorsalen oder ventralen Verschiebung derselben sind die Linsen orad, also nach vorn gerichtet und nicht etwa dorsad resp. ventrad vom Körper ab. Auch in diesen Fällen orientiert sich also der Körper mit seiner Hauptachse gleichsinnig mit den einfallenden Lichtstrahlen.

Für die von uns als normale Orientierung im Raume angenommene Lage des Nematodenkörpers können wir als weiteren Beleg die Anordnung, Stellung, Form und Größe der Kopfborsten anführen. Es besitzen nun ja freilich nicht alle Nematoden solche, aber diejenigen, die sie besitzen und namentlich Borsten von besonderer Größe (vgl. Fig. 9, Taf. 2), können niemals eine kriechende Lebensweise führen, denn beim Kriechen würden diese Borsten außerordentlich hinderlich sein, stetsfort im Sande der Unterlage sich verwickeln oder verletzt, ja abgebrochen werden. Ein Borstenbesatz des Vorderendes, wie ihn zahlreiche Formen aufweisen, ist nur denkbar bei halbsessiler Lebensweise, wobei das Tier mit den Schwanzdrüsen sich festsetzt und den Körper frei ins Wasser vorstreckt.

Auch die vielen feinen Körperborsten mancher Arten sind nur denkbar bei halbsessiler Lebensweise ihrer Träger (z. B. *Trichoderma*, *Desmoscolex*, *Tricoma*, *Desmodora* usw.).

Einen weiteren Beweis für die Richtigkeit unserer Annahme, daß die mit Schwanzdrüsen versehenen Nematoden halbsessile Lebensweise führen, liefert die Tatsache, daß sich auf der Haut solcher Nematoden Epizoen und Epiphyten ansiedeln. Diese Epizoen stehen auf allen Körperseiten sowohl den ventro- und dorsomedialen als auch den lateralen und vom Kopf bis zum Schwanzende. In Fig. K

habe ich eine *Mastodex*-Species¹⁾ abgebildet, die nur auf der Ventralseite Epizoen trägt und eindringlich beweist, daß diese Seite nicht Kriechseite sein kann. Natürlich ist nicht die in Fig. K dargestellte eingekrümmte Lage die normale; das Tier hat sich im Todeskampf derart eingerollt.

Man könnte vielleicht einwenden wollen, daß sich Tiere von so langer, spindelförmiger, ja fadenförmiger Gestalt, wie es die meisten Nematoden doch sind, unmöglich senkrecht oder auch nur schräg aufrichten können. Dies ist aber im Wasser sehr wohl möglich: dieses stützt ja den Körper allseitig; Voraussetzung ist nur, daß das eine Körperende fest sitzt, und dies ist ja bei unseren Tieren der Fall. Wir finden doch dieselbe Orientierung des Körpers schon bei zahlreichen Rädertieren, unter denen die Philodiniden in der Grundform der Gestalt gewiß stark an die Nematoden erinnern. Es ist nicht gesagt, daß der Körper mit der Prinzipalachse genau senkrecht zur Unterlage orientiert wird; diese Achse kann normalerweise sehr oft auch mehr oder weniger schief zu derselben sein.

Von der Richtigkeit meiner Ansicht über die normale Orientierung des Nematodenkörpers kann man sich durch die Beobachtung freilebender mit Schwanzdrüsen versehener Formen überzeugen. Ich möchte zum Nachprüfen eine der in unseren Gewässern so häufigen *Monohystera*-Arten empfehlen, und zwar für den Objektträger eine kleinere Form, wie etwa *M. crassa*, *M. filiformis* oder *M. vulgaris*. Diese Tiere sind sehr lebhaft und passen sich in ihrem Gehaben leicht den neuen Umständen auf dem Objektträger an, was bei anderen Arten häufig nicht der Fall ist.

Die im vorangehenden begründete normale Orientierung der Nematoden gilt natürlich nur für solche mit Schwanzdrüsen. Aber wir halten diese Orientierung für die ursprüngliche und müssen auch mit Schwanzdrüsen versehene Formen als die ältesten Nematoden annehmen, wobei freilich noch unentschieden ist, ob von den heute lebenden auch schwanzdrüsentragende Arten die primitivsten sind. Halbsessile, mit dem Schwanzende festsitzende Lebensweise, dies sei nochmals betont, darf mit Sicherheit als die ursprüngliche und

1) Bezüglich der Darstellung dieser Tiere muß ich auf den in Vorbereitung befindlichen Abschnitt „Nematoden“ (in: Ergebnisse d. Deutsch. Tiefsee-Expedition) verweisen.

normale Lebensweise der Nematoden bezeichnet werden.

Es gibt zahlreiche Nematoden, denen aber Schwanzdrüsen fehlen und bei denen ihrer Lebensweise wegen eine Körperorientierung wie die oben gezeichnete ausgeschlossen ist; man denke nur an die zahlreichen Parasiten, aber auch an die limicolen und terricolen Arten.

Freilich leben viele Nematoden, die wir zu den erdbewohnenden rechnen, in Wirklichkeit auch im Wasser; sie benutzen das in Tropfenform überall in und auf der Erde vorhandene Wasser und führen im Grunde auch dort ein aquatiles Leben. Dasselbe dürfen wir von den vielen anabiotisch in Moosrasen und anderen Pflanzenpolstern lebenden Arten sagen. Bei Abwesenheit von Wasser liegen sie asphyktisch da. Sobald Wasser vorhanden ist, setzen sie sich mit dem Schwanz fest und orientieren sich im Wassertropfen, wie ich dies oben ausführte, oder schwimmen in demselben herum.

Eine solche halbaquatile und ebenfalls halbsessile Lebensweise dürfen wir von sämtlichen terricolen oder Pflanzenpolster usw. bewohnenden Nematoden mit Schwanzdrüsen annehmen; dies um so mehr als solche Örtlichkeiten ja ebenfalls von Rotatorien, namentlich aus der Ordnung der *Philodinidae*, bewohnt werden, für die doch halbsessile Lebensweise typisch ist.

Das Fehlen von Schwanzdrüsen müssen wir als eine sekundäre Erscheinung bezeichnen. Wir werden später an anderer Stelle eingehend das warum begründen. Hier sei nur erwähnt, daß man rudimentäre Reste solcher auch bei Gruppen findet, denen sie sonst fehlen. Bei diesen Gruppen läßt sich meist auch leicht die Ursache des Fehlens oder der Rückbildung im Nichtgebrauch¹⁾ nachweisen (terricole oder limicole Formen, Parasiten, Fäulnisbewohner). Die Parasiten liegen vielfach ganz passiv in einem Organ, in einer Körperhöhle oder einer Körperflüssigkeit. Ihr Körper ist dann meist in viele Windungen geschlungen oder spiralig aufgerollt; er liegt auch dann am häufigsten auf einer Seitenfläche. Andere Parasiten heften sich mit dem Kopfende am Nährgewebe fest, wie *Ancylostoma* oder *Trichinella* usw. Es ist leicht einzusehen, daß bei all diesen Arten die Schwanzdrüsen überflüssig sind und schwinden mußten.

1) Nichtgebrauch braucht dabei durchaus nicht das Primäre zu sein; dieses kann vielmehr ganz gut in dem aus inneren Ursachen erfolgten ganzen oder teilweisen Schwund des Drüsenapparats oder seiner physiologischen Leistungsfähigkeit liegen.

Auch vielen terricolen Formen fehlen Schwanzdrüsen; ich erwähne nur das große Genus *Dorylaimus*, dann mehrere *Mononchus*-Arten, *Alaimus*-Arten und viele andere; es sind dies Tiere, die sich vermutlich langsam schlängelnd und kriechend in der Erde oder im Schlamme bewegen und namentlich dem Wurzelwerk entlang vorrücken, sich an diesem häufig auch festsaugen und von dessen Säften sich nähren (*Dorylaimus*) oder die Jagd auf andere Nematoden machen (*Mononchus*). Wie im Einzelnen bei diesen Arten die Bewegung vor sich geht, welche Ruhelage sie einnehmen, ist noch ungewiß. Doch mag betont werden, daß sie beim Untersuchen ebenfalls stets auf einer Seitenfläche liegen, also nicht auf dem Bauche oder dem Rücken. Mermithiden findet man stets spiralig aufgerollt und auf der Seite liegend in der Erde oder im Schlamme von Gewässern; lebend untersucht liegen alle Arten stets auf der rechten oder linken Körperseite.

Besonders hervorgehoben sei noch, daß den typisch terricolen Formen lange Kopfborsten und Körperanhänge fehlen.

Da bei der Lebensweise in der Erde oder im Schlamme der Körper allseitig vom gleichen Medium umschlossen ist, findet keine Abflachung desselben statt, auch wenn zum Gleiten oder Kriechen stets dieselbe Körperseite benutzt wird. Eine abgeflachte Körpergestalt wäre zudem für ein Fortbewegen in der Erde weit weniger vorteilhaft als die drehrunde Form; dies ist schon vom rein mechanischen Standpunkte aus leicht einzusehen. Eine Abflachung des Körpers könnte erst zustande kommen, wenn die Unterlage härter ist als das übrige umgebende Medium; dies wäre der Fall, wenn unsere Nematoden auf der Erde oder auf dem Grunde der Gewässer kröchen. Dies scheint nur bei wenigen Formen der Fall zu sein, die dann besondere Vorrichtungen besitzen; aber eine Abflachung des Körpers konnte bis heute nie beobachtet werden. Wechseln die auf dem Grunde eines Gewässers lebenden Nematoden den Standort, was bei den carnivoren Arten recht häufig der Fall sein wird, so schwimmen sie.

Wie bereits erwähnt, gibt es auch kriechende und kletternde Nematoden; doch handelt es sich bei diesen stets um spezialisierte Formen mit speziellen Kriech- resp. Klettervorrichtungen, aber ohne Abflachung des Körpers. Es sei hier daran erinnert, daß ELIAS METSchnikoff sogar vorschlug, die Nematoden systematisch nach diesem Prinzip in zwei Gruppen zu zerlegen, nämlich in sog. „schwimmende Nematoden“, die Großzahl der Nematoden um-

fassend, und in „kriechende Nematoden“, die Gattungen *Chaetosoma* und *Rhabdogaster* umfassend, wobei ich aber dafür halte, gerade diese Formen wären besser als kletternde zu bezeichnen. Dagegen sind die Desmoscoléciden kriechende Tiere; sie besitzen zum Teil besonders gegliederte, das Kriechen erleichternde Borsten, ja bei einigen scheinen aus den röhrenartigen Submedianborsten Plasmafortsätze beim Kriechen vorgestreckt zu werden. Auch die Gattung *Tricoma* hat einige vermutlich kriechende Artangehörige.

Unseres Erachtens können eben die Chaetosomatiden besser als kletternde Nematoden bezeichnet werden, weil sie nämlich hauptsächlich an submarinen Pflanzen, auf denen sie nach Art einer Spannerraupe herumklettern, leben; oft halten sie sich mit der Schwanzspitze und den tubulösen Ventralanhängen fest und bewegen dann das Vorderende nach Nahrung suchend umher (vgl. Fig. S).

In diesem Zusammenhange müssen wir auch noch das Genus *Bunonema* (vgl. Fig. 3, Taf. 1) erwähnen; die Vertreter desselben leben in Moosrasen und in der die Erde überall überziehenden Detritusschicht. Wie COBB gezeigt hat, sind die diesem Genus eigentümlichen Warzen- und Stäbchenbildungen der Haut, wenigstens bei einigen Arten, asymmetrisch nur auf der einen Seitenfläche des Körpers vorhanden. Die Deutung dieser Bildungen ist heute noch fraglich. Ich vermute aber, daß dieses Genus Formen umschließt, die sich ans Kriechen angepaßt haben und zwar ans Kriechen auf einer Seitenfläche. Schwanzdrüsen fehlen den Vertretern dieser Gattung; energischen Schlängelns sind die Tiere auch nicht fähig. Ich vermute nun, daß die mit Warzen bedeckte Seitenfläche der Unterlage aufruhrt und zum Kriechen benutzt wird.

Zusammenfassend sei nochmals hervorgehoben, daß den ursprünglichen, den Primitivnematoden, halbsessile Lebensweise zukam und daß diese Lebensweise von der Mehrzahl der heute lebenden Nematoden beibehalten wurde. Der Schwanzdrüsenapparat kam also schon den Primitivnematoden zu. Wo er heute fehlt, ist er sekundär zurückgebildet worden. Als normale und ursprüngliche Orientierung des Nematodenkörpers im Raume ist die mit dem Hinterende fest-sitzende zu bezeichnen. Die Hauptachse ist dabei senkrecht zur Unterlage orientiert. Die normale und ursprüngliche Locomotionsart ist das Schwimmen durch Hin- und Herpendeln der Körperenden in der

Medianebene. Kriechende, kletternde, in der Erde oder im Schlamm wühlende und gleitende Bewegungsart ist etwas Sekundäres, in spezieller Anpassung Erworbenes.

Die Orientierung eines organischen Körpers im Raume und dessen Bewegungsart, resp. das Fehlen einer solchen, sind von ganz einschneidendem Einfluß auf seinen Bauplan, namentlich auf seine Symmetrieverhältnisse. Dies können wir auch am Nematodenkörper feststellen.

Die Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers.

Als Symmetrien bezeichnet man die Eigenschaft der Lebewesen, baulich nach zwei oder mehr Seiten spiegelbildlich gleiche oder direkt kongruente Teile zu entfalten. Bilaterale Symmetrie finden wir hauptsächlich bei Tieren mit großer Fähigkeit zu schnellem Ortswechsel. Radiäre Symmetrie ist namentlich eine Eigentümlichkeit sessiler Tiere. Mangel jeglicher Symmetrie ist vielfach die Folge besonderer, durch sekundäre Umlagerung bedingter Verhältnisse der Gestalt; doch läßt sich gerade im Auftreten derselben absolut keine Gesetzmäßigkeit erkennen.

Es ist uns hier nicht darum zu tun, die Symmetrien als solche zu erklären, d. h. ursächlich zu ergründen. Zu diesem Zwecke müßte ja das Problem auf eine viel breitere Basis gestellt werden, da ja die Symmetrieerscheinungen dem ganzen Organismenreich eigen sind. Die Ursächlichkeit derselben darf sowohl für das Pflanzenreich wie für das Tierreich als dieselbe gelten.

Wenn wir hier die Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers eingehender behandeln, als es sonst in den Darstellungen über tierische Formen üblich ist, so geschieht dies hauptsächlich aus der Überzeugung heraus, hier vor Verhältnissen und Tatsachen zu stehen, die für die Beurteilung des Nematodenkörpers von großer Bedeutung sind. Erstens sind sie bestimmend für so manche Züge des Bauplanes, und zweitens geben sie nicht zu verachtende Indizien für den stammesgeschichtlichen Werdegang der Gruppe.

Die an einem Organismus vorkommenden Symmetrien sind keineswegs zufälliger Art. An ihrem Zustandekommen wirken „beziehungskausale“ und „wirkungskausale“ Momente mit. Für uns wird es stets das wichtigste Bestreben sein, diese beiden analysierend zu sondern und zu bestimmen: was ist an den vorliegenden Symmetrie-

verhältnissen stammesgeschichtlich Übernommenes, was wurde durch die besondere Lebensweise neu erworben?

Gemeinhin gibt es wohl kaum ein Wesen, das mathematisch genau symmetrisch ist, resp. nur einer symmetrischen Grundform angehört. Fast überall sind bilaterale und radiäre Symmetrie miteinander vermischt, wozu dann immer noch Asymmetrien kommen. Doch gehört ein Organismus meist ausgeprägt einer symmetrischen Grundform an, sei es nun die radiäre, die disymmetrische, die bilaterale oder gar die asymmetrische. Kommen zu einer dieser Grundformen noch Züge einer anderen, so sind sie meist unauffällig und für den Bauplan des betreffenden Tieres nicht bestimmend, also unwichtig.

Dies ist nun bei unserer Tiergruppe nicht der Fall. Der Nematodenkörper weist merkwürdigerweise bestimmende Züge aus sämtlichen Symmetrien, ja sogar auffällige, ich möchte sagen, für seine Form typische Asymmetrien auf. Wenn es sich darum handelt, den Nematodenkörper einer der erwähnten Grundformen zu subsumieren, so wird man einigermassen in Zweifel sein, wo sie am besten unterzubringen sind. Man wird Argumente und Gegenargumente für sämtliche Grundformen finden, und was das Bemerkenswerteste ist, keines dieser Argumente gründet sich auf Unwichtiges.

Daß der Nematodenkörper sich nicht ungezwungen einem symmetrischen Grundtypus unterordnen läßt, ist schon früher von einigen Forschern bemerkt worden.

Ihre trotz der Bilateralität äußerst auffälligen und typischen radiärsymmetrischen Eigenschaften haben bereits ANTON SCHNEIDER veranlaßt, ein besonderes Kapitel seiner Monographie dem sog. Zahlengesetz im Bau der Nematoden zu widmen. Die vorhandenen Asymmetrien aber sind wenig beachtet worden. REH erwähnt sie nur kurz. Einer eingehenden Darstellung und namentlich einer Betrachtung von einem mehr allgemeinen Standpunkt aus sind sie nie unterworfen worden.

RAUTHER ist in seiner Zusammenfassung auf diese Verhältnisse nicht eingetreten; er berührt sie nur kurz und bemerkt, daß er in den radiärsymmetrischen Zügen nicht eine „sekundäre Anpassung“, sondern nur den Nachklang eines ursprünglichen „Gliederungsgesetzes“ sehe.

Wie er aber diese antimerische Gliederung in seiner Ableitung der Nematoden von Arthropoden als Nachklang einer ursprünglichen Gliederung bezeichnen kann, ist mir einigermassen rätselhaft.

Die bilateralsymmetrischen Züge am Nematodenkörper.

Bilateralsymmetrische Tiere lassen sich durch eine Ebene, die Medianebene, in zwei spiegelbildlich gleiche Teile zerlegen. Diese Teile, die Antimeren, besitzen eine gewisse morphologische Selbstständigkeit. Bilateralsymmetrie bedingt weiter ausgeprägte, deutliche Verschiedenheit von Bauch- und Rückenseite. Die Bauchseite ist dabei meist die der Unterlage aufliegende oder doch der Unterlage zugekehrte Körperseite. In manchen Fällen freilich kann sie sekundär auch anders orientiert sein; aber genetisch läßt sie sich auch dann meist auf jene Lage zurückführen. Ein weiterer Zug typischer Bilateralsymmetrie ist die bauchständige Lage des Mundes. Dorso-ventrale Abflachung ist nicht ausschließlich, aber doch häufig mit Bilateralität verbunden.

Bei typischer Bilateralsymmetrie liegen alle unpaaren Organe in der Medianebene, alle paarigen sind zweiseitig zu dieser angeordnet und zwar so, daß jeder Paarling den gleichen Abstand von der Medianebene hat.

Prüfen wir nun den Nematodenkörper auf diese Verhältnisse.

Zunächst muß festgestellt werden, daß einige wichtige Züge bilateraler Symmetrie dem Nematodenkörper völlig fehlen, wenigstens in erwachsenem Zustande.

Dorsoventrale Abflachung ist meines Wissens nie beobachtet worden. Selbst den in einem vorangehenden Kapitel erwähnten „kriechenden und kletternden Formen“ fehlt sie, obgleich ja sonst kriechende Lebensweise rasch eine solche Abflachung bewirkt. Die drehrunde Körperform ist also eine Eigenschaft, die mit bemerkenswerter Zähigkeit festgehalten wird. Es mag dies für ihr hohes Alter sprechen.

Eine weitere sonst typische Eigenschaft der Bilateralia ist die ventrale Lage des Mundes. Am Nematodenkörper ist sie stets terminal, wie auch in einem früheren Kapitel bereits ausgeführt wurde. Schon in der frühen Ontogenese wird er terminal verlagert. Seine Entstehungsart ist im einzelnen, wie ebenfalls weiter oben bereits bemerkt wurde, noch nicht absolut sichergestellt, doch scheint es sehr wahrscheinlich, daß er aus dem Blastoporus hervorgeht. Beim Verschluß des letzteren scheint nämlich der vorderste Teil der Spalte offen gelassen zu werden. Damit reihen sich die Nematoden unter die Protostomia ein. Aus der Ontogenese scheint also, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, hervorzugehen, daß die ursprüng-

liche Lage des Mundes die ventrale war und daß die Verschiebung nach vorn terminal als sekundäre Erscheinung aufzufassen ist. Ich glaube, wir dürfen diese Verlagerung als palingenetisch taxieren.

Auf die Symmetrieverhältnisse bezogen, würde dieser Vorgang eine sekundäre Herabminderung der Bilateralität bedeuten. Wir werden weiter unten sehen, daß er nicht bedeutungslos für die Beurteilung unserer Gruppe ist.

Eine weitere typische Eigenschaft bilateraler Symmetrie ist die Möglichkeit, eine Bauch- und eine Rückenseite unterscheiden zu können. Schon HATSCHKE hat in dem Zitat, das wir auf S. 18 anführten, bemerkt, daß ein Unterscheiden dieser Körperseiten bei den Nematoden oft recht schwierig sei. Zunächst liegt dies an der drehunden Körperform und dem dadurch bedingten Mangel dorso-ventraler Abflachung. Zu diesem Moment kommt die terminale Verschiebung des Mundes, also eine Verlagerung aus der Bauchseite heraus, wodurch letzterer wieder ein kennzeichnendes und auffälliges Merkmal genommen wird.

Mit der weiter oben dargelegten normalen Orientierung des Nematodenkörpers im Raume kommt ein drittes sonst typisches Merkmal bilateraler Symmetrie, nämlich die funktionelle Betätigung der Bauchseite als Kriechseite, in Wegfall.

Alle diese Verhältnisse bedingen ein Herabmindern, eine Schwächung der Bilateralität des Nematodenkörpers, die besonders hervorgehoben zu werden verdient.

Nun ist ja allerdings die Bauchseite des Nematodenkörpers noch durch die Geschlechtsöffnungen, den After und in den meisten Fällen auch durch den Excretionsporus charakterisiert und infolgedessen leicht kenntlich, dies sogar noch, wenn der After und damit auch die männliche Geschlechtsöffnung terminal verlagert sind; denn auch in diesen Fällen läßt sich die Bauchseite erkennen durch die schiefe, also leicht ventrad gerichtete Lage der Bursa oder überhaupt auch des Afters. Nur bei Trichotracheliden und einigen anderen Formen haben wir mehr oder weniger absolut terminale Lage dieser beiden Öffnungen, und die Bestimmung der Bauchseite kann dann beim Männchen recht schwierig sein.

Kommen die erwähnten Körperöffnungen ganz in Wegfall, wie es beispielsweise bei zahlreichen Mermithiden-Larven der Fall ist, wo der After obliteriert, ein Excretionsporus fehlt und die Geschlechtsöffnung noch nicht gebildet ist, so kann ein sicheres Bestimmen der Bauch- resp. der Rückenseite ganz unmöglich sein. Die

Bilateralität solcher Stadien ist dann auf ein Minimum gesunken; ja, der Organismus ist dann überhaupt nicht mehr ein Wesen, das sich der bilateralen Grundform einordnet. Parallelen zu dem hier über die Mermithiden-Larven Angeführten ließen sich noch bei einer ganzen Anzahl Parasiten finden.

Als unpaares Organ kommt in erster Linie das Darmrohr in Betracht. Wie verhält es sich zu der Forderung, daß bei typischen Bilateralitieren solche Organe in der Medianebene liegen sollen? Während der Embryonalzeit und auch bei den meisten Larvenstadien ist dieser Forderung entsprochen; das Darmrohr liegt dann in seiner ganzen Ausdehnung symmetrisch in der Medianebene. Bei erwachsenen Tieren ist dies meistens nicht mehr der Fall. Das mit den Gonaden in eine drehrunde Form hineingepreßte Mitteldarmrohr wird dann gerade durch die Gonaden aus seiner Medianlinie hinausgedrängt und nimmt infolgedessen wenigstens abschnittsweise eine asymmetrische Lage ein. Wir werden diese Verhältnisse weiter unten bei der Darstellung der am Nematodenkörper vorkommenden Asymmetrien noch eingehender berühren. Hier sei festgehalten, daß das Vorderdarmrohr meistens noch die bilateralsymmetrische Lage einnimmt, daß aber bei erwachsenen Nematoden der Mitteldarm wenigstens abschnittsweise aus der Medianebene hinausgeschoben ist, während der Enddarm wieder stets medial zu liegen scheint. Bei einigen sekundär etwas umgewandelten Formen kann freilich sogar das Vorderdarmrohr teilweise aus seiner medialen Lage hinausgeschoben sein; ich erwähne in dieser Beziehung wieder die Mermithiden, wo der sog. Fettkörper bis zum Nervenring nach vorn reicht und den hinteren Abschnitt des Ösophagus ganz auf die Seite drängt. Ähnliche Erscheinungen lassen sich noch bei einer ganzen Anzahl parasitischer Formen feststellen, wie z. B. bei *Dracunculus medinensis* L. und den übrigen *Filariidae*.

Selbst einige freilebende Arten ohne derartige sekundäre Umbildungen weisen leichte Verschiebung des hintersten Ösophagusabschnittes auf; ich nenne hier als Beispiel *Monohystera dubia* BÜTSCHLI.

Die unpaarige weibliche Gonade reicht in diesen Fällen seitlich bedeutend über die Cardia nach vorn und ist Ursache der Verlagerung des Darmrohres.

Als unpaarig dürfen wir mit einiger Einschränkung und Zurückhaltung auch den Schwanzdrüsenkomplex bezeichnen. Die Zahl der Schwanzdrüsenzellen ist in der Regel 3; nur ganz ausnahmsweise

finden wir 4 solche oder nur 2. Die Anordnung dieser 3 Zellen ist fast stets eine seriale; sie liegen in der Medianebene hintereinander. Bei keiner bekannten Nematodenform wurde bis heute Nebeneinanderlagerung aller dieser Zellen beobachtet. Für die Ontogenese sind die entsprechenden Verhältnisse noch nicht bekannt. In der Phylogenese ging aber dieser serialen Anordnung sehr wahrscheinlich eine Nebeneinanderordnung voraus, und auch hier ist das Nach-

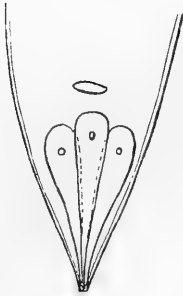


Fig. L.

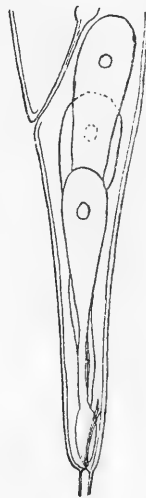


Fig. N.

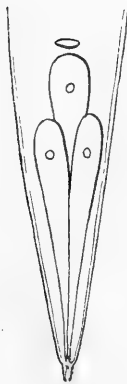


Fig. M.

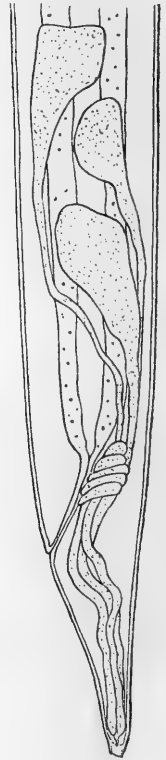


Fig. O.

Fig. L. Schema der Schwanzdrüsenanordnung bei der hypothetischen Ausgangsform. Sämtliche Drüsen liegen nebeneinander. (Original.)

Fig. M. Schema einer seltenen primitiven Drüsenanordnung; die zwei ventralen Zellen liegen nebeneinander, die dorsale etwas weiter vorn. (Original.)

Fig. N. Schema des häufigsten Anordnungstypus der Drüsen; die 3 Drüsenzellen liegen dabei serial im Schwanzlumen und dorsal vom Rectum. (Original.)

Fig. O. Anordnung der Schwanzdrüsenzellen bei *Phanoderma tuberculatum* EBERTH. Man beachte, daß sämtliche 3 Zellen vor dem After und links vom Darmrohr, also ausgeprägt asymmetrisch liegen. (Original.)

einander als sekundäre Ausgleicherscheinung der Streckung und schlauchförmigen Gestaltung des Körpers gefolgt.

Ich halte es für mindestens sehr wahrscheinlich, daß die Ahnen unserer Nematoden wie zahlreiche Rotatorien drei nebeneinander gelagerte Schwanzdrüsenzellen besaßen (vgl. Fig. L—N), von denen die mittlere entweder hinter oder vor den beiden seitlichen lag.¹⁾

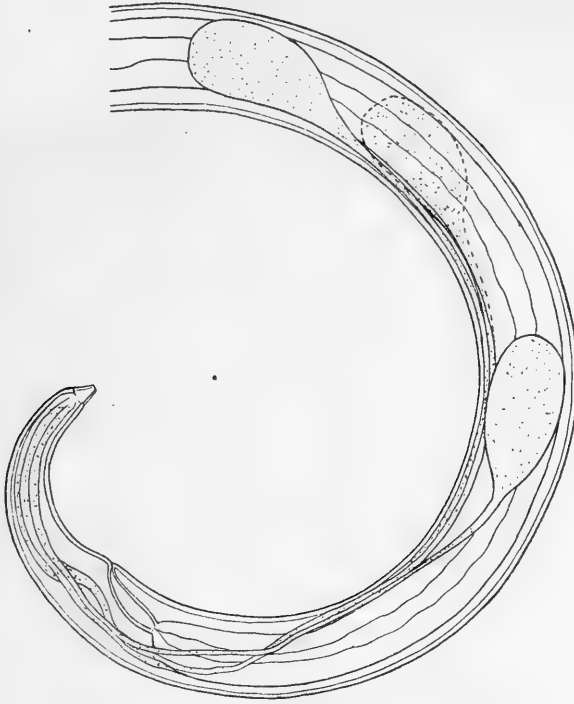


Fig. P.

Anordnung der Schwanzdrüsenzellen bei einer *Oncholaimus* sp. von Teneriffa. Sämtliche Zellen liegen vor dem After, zwei links, eine rechts vom Darm. Die Anordnung der Drüsen und ihrer Ausführungskanäle ist ganz asymmetrisch.

(Original.)

Wäre dies nicht der Fall gewesen, d. h. hätten die 3 Zellen schon ursprünglich in der Medianebene gelegen, so lägen die Ausführungskanäle wohl auch noch in derselben, würden also vermutlich über-

1) In seiner neuesten Arbeit führt COBB (1917) aus, daß bei einigen *Mononchus*-Arten die vorderste Drüse dorsal liege, während die beiden hintern Seite an Seite nebeneinander ventral derselben liegen. Wir hätten hier also eine sehr ursprüngliche Art der Drüsenanordnung.

einander und nicht so verschlungen nebeneinander liegen, wie es heute der Fall ist. Zudem erachte ich als feststehend, daß ein Organ primär stets symmetrisch gebildet wird und nicht asymmetrisch. Das wäre bei Annahme von ursprünglicher Nebeneinanderlagerung auch der Fall gewesen, nicht aber, wenn wir die seriale Anordnung, wenigstens wie sie heute ist, als primär annehmen; denn diese seriale Anordnung ist exakt genommen eigentlich eine asymmetrische, weil ja schon die Ausführungskanäle nicht medial liegen.

Dies kommt in gesteigertem Maße zum Ausdruck, wenn die Schwanzdrüsenzellen aus ihrer primären, ursprünglichen Lage im Schwanzlumen nach vorn verlagert werden. Dann werden sie öfters weit auseinander gezogen und asymmetrisch nur auf einer (vgl. Fig. O) oder zu beiden Seiten des Mitteldarmrohres angeordnet (vgl. Fig. P). Nur in einem einzigen Falle habe ich bis heute beobachten können, daß sämtliche drei Zellen dorsal vom Mitteldarm hintereinander in der Medianebene lagen. Häufig freilich ist dagegen die seriale Anordnung dorsal vom Rectum ebenfalls in der Medianebene. Diese Verlagerung nach vorn ist aber stets etwas Sekundäres; die Lage der drei Schwanzdrüsenzellen im eigentlichen Schwanzlumen ist die primitivere.

Bezüglich des Schwanzdrüsenkomplexes dürfen wir also sagen, daß er nur unvollkommen der Forderung strikter Bilateralsymmetrie auf Verlagerung unpaarer Organe in die Medianebene nachkommt; denn selbst beim primitiven Verhalten, wo die drei Drüsenzellen eng hintereinander im Schwanzlumen liegen, ist leichte Asymmetrie festzustellen. Bei der Verlagerung der Drüsenzellen aus dem Schwanzlumen nach vorn resultiert mit wenigen Ausnahmen immer eine ausgeprägt asymmetrische Lagerung. Wir werden diese Verhältnisse weiter unten im Kapitel über die Asymmetrien des Nematodenkörpers näher berühren.

Hier anschließend wären nun die paarigen Organe des Nematodenkörpers in ihrem Verhalten zur Bilateralsymmetrie zu behandeln. Nehmen wir sie nach ihrer räumlichen Wichtigkeit, so wären in erster Linie die Gonaden und ihre Ausführwege zu berücksichtigen. In der übergroßen Mehrzahl der Fälle gehorchen diese aber nicht mehr exakt bilateralsymmetrischer, sondern asymmetrischer Anordnung, fügen sich also der Forderung strenger Bilateralsymmetrie nicht mehr, wonach paarige Organe qualitativ und quantitativ gleich gebildet und zudem den gleichen Abstand von der Medianebene

haben sollten. Da gerade die Gonaden einige der hervorragendsten Asymmetrien des Nematodenkörpers bewirken, soll dieses Problem, um Wiederholungen zu vermeiden, zusammenhängend weiter unten im Kapitel über die Asymmetrien behandelt werden.

Das gleiche soll mit dem Excretionssystem, d. h. mit den als solches gedeuteten Bildungen, geschehen. Auch hier haben wir ja in der Mehrzahl der Fälle keine Bilateralsymmetrie mehr. Dann läßt die Übersichtlichkeit der Sache an sich eine einheitliche Darstellung des Symmetrieproblems bei diesen Organen als wünschenswert erscheinen.

Nun weist der Nematodenkörper noch eine Anzahl von besonderen Bildungen auf, die typisch bilateralsymmetrisch angeordnet sind; es handelt sich dabei allerdings nicht um Bildungen, die für den Bauplan des Nematodenkörpers typisch sind, sondern meist nur vereinzelt Formen oder Formengruppen zukommen. Sie bewirken in den einzelnen Fällen ein stärkeres Betonen der Bilateralität. Vielfach sind sie erst sekundär in besonderer Anpassung erworben.

Da können wir zunächst einige Bildungen der Körperdecke anführen. So hat das Genus *Eudesmoscolex* (vgl. Fig. 8, Taf. 2) jederseits dorso-submedian eine Borstenreihe; jede Borste steht auf einem kleinen, papillenartigen Höcker. Habituell erhält das Tier dadurch einen stärkeren bilateralen Charakter.

Hierher müssen wir auch die sog. tubulösen Ventralanhänge der Chaetosomatiden rechnen, die genetisch auf Hautborsten zurückzuführen sind. Sie finden sich in beiden Geschlechtern meist in zwei ventrosubmedianen Reihen und erhöhen in außerordentlichem Maße die Bilateralität in der Erscheinung ihrer Träger (vgl. Fig. 7, Taf. 2 u. Fig. 10, Taf. 3).

Auch die sog. Hakenborsten (vgl. Fig. 11, Taf. 3) dorsal am Kopfe dieser Tiere bewirken dasselbe; in allen diesen Fällen wird der Gegensatz zwischen Bauch- und Rückenseite gesteigert und außerdem auch noch das Links und Rechts durch die zweiseitige Anordnung betont.

Auch die Hakenborsten auf der Bauchseite der Vertreter des Genus *Rhabdogaster* (vgl. Fig. 5, Taf. 1) sind in diesem Zusammenhange anzuführen, desgleichen die ventro-submedianen Stacheln oder Kämme bei *Rictularia* (vgl. Fig. 12, Taf. 3) und zahlreiche andere Bildungen einzelner Arten und Genera.

Auch sämtliche prä- und postanalen sog. akzessorischen Hilfsorgane der Männchen so vieler Nematoden müssen hier erwähnt

werden; sie alle zeichnen ja die Bauchseite vor der Rückenseite aus, bewirken also einen Gegensatz zwischen beiden und steigern den Bilateralcharakter ihrer Träger. Diese Bildungen sind sehr zahlreich und verschiedenartig (vgl. Fig. 13, Taf. 3); für ihre Wertung in bezug auf die Symmetrie müssen wir zwei Gruppen unterscheiden; eine erste umfaßt alle die Tiere, deren Männchen nur eine ventromediane prä- oder postanale Reihe solcher Organe besitzen. In diesem Falle wird bloß ein Gegensatz von Rücken- und Bauchseite, nicht aber von links und rechts hervorgebracht. Anders aber, wenn diese Hilfsorgane, seien es nun einfache Papillen, Borsten usw. oder selbst mit Rippen gestützte Membranen (Bursa), zweiseitig, also links und rechts der ventralen Mediallinie, sich finden. Dann wird auch das Links und Rechts am Körper stärker betont und der bilaterale Charakter nicht unwesentlich gesteigert.

Auch die bei so zahlreichen Nematoden beim Männchen vorkommende Bursalmuskulatur zeigt eine typisch bilateralsymmetrische Anordnung. Die Muskelpaare liegen meist nur vor dem After; sie ziehen jederseits von der ventralen Submedialregion schräg nach vorn zur dorsalen.

Weiter zeigt der ganze eigentliche Copulationsapparat der Männchen mit seiner Bewegungsmuskulatur einen ausgesprochen bilateral-symmetrischen Bau (vgl. Fig. Q). Es gibt nur verhältnismäßig wenige Nematoden, die auch hier zur Asymmetrie übergegangen sind. Auf den ganzen ungeheueren Gestaltungsreichtum dieses Apparats und der Annexorgane kann aber nicht eingegangen werden; er wird in der bereits mehrfach erwähnten späteren Arbeit in einem besonderen Kapitel zur Behandlung kommen.

Dieses stärkere Erhaltensein bilateralen Charakters im männlichen Geschlecht, vor allem also das stärkere Betonen des Gegensatzes von Bauch- und Rückenseite, mag einigermaßen auffallen. Es liegt aber begründet in dem Umstand, daß die Bauchseite Copulationsseite ist, sowohl im Männchen als im Weibchen, aber bei ersterem aktiver benutzt wird als bei letzterem.

Gerade auf den Umstand aber, daß die sog. Bauchseite der Nematoden nicht Kriechseite ist und in der Normallage auch nicht der Unterlage aufliegt, wohl aber noch als Copulationsseite funktioniert, möchte ich besonderes Gewicht legen. Das erstere bewirkt ein Herabmindern der Bilateralität, das letztere sekundär eine Steigerung derselben.

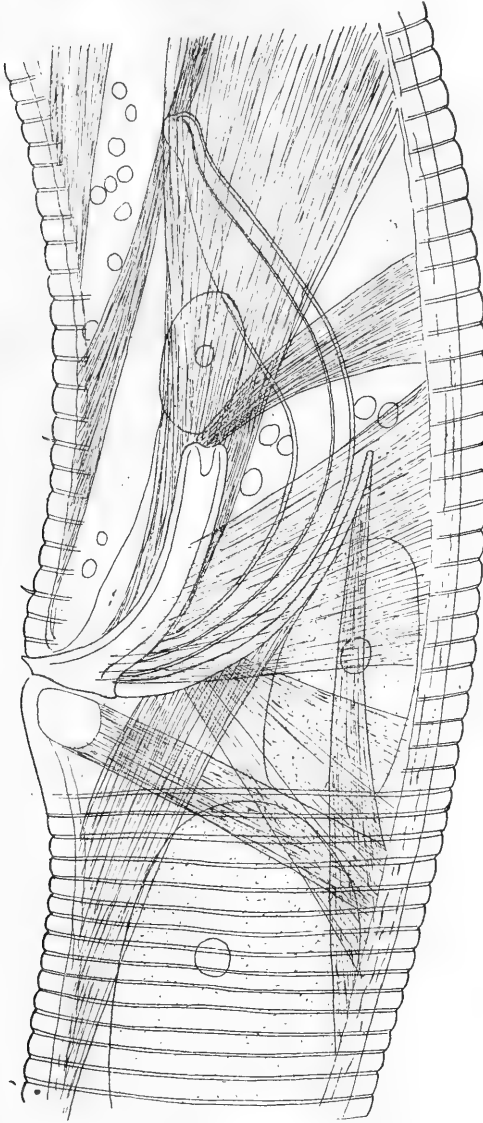


Fig. Q.

Männlicher Copulationsapparat der *Euchromadora lüderitzi* STEINER.

Nur das linke Spiculum und die linken zwei Gubernacula sind eingezeichnet. Von den letzteren liegt das eine dorsad vom Spiculum, das andere, hammerförmige, aber laterad. Die rechtsseitigen Stücke miteinbezogen, ist der ganze Apparat von ausgeprägt bilateralem Charakter. (Original.)

Derselbe Umstand bewirkt auch das bei vielen Nematoden, namentlich freilebenden, beobachtete ventrale Einkrümmen des Schwanzendes. Auch dieses kann als eine stärkere Betonung des Gegensatzes von Bauch- und Rückenseite und somit auch des Bilateralcharakters der Tiere aufgefaßt werden.

In einem vorangehenden Abschnitt wurde ebenfalls bereits erwähnt, daß die Ocellen in einzelnen Fällen dorsal oder ventral verschoben seien. Natürlich wird auch dadurch der Bilateralcharakter des Trägers stärker betont, besonders noch dadurch, daß die Ocellen sehr auffällige Bildungen sind.

Dann dürfen wir in diesem Zusammenhang auch die besonderen Bildungen der Mundhöhle nicht übergehen, die gemeinhin als Zähne bezeichnet werden; bei einzelnen Formen zeigen sie eine typisch bilaterale Anordnung (z. B. *Ancylostoma*), während sie sich freilich in der Mehrzahl der Fälle radiärsymmetrischer oder sogar asymmetrischer Anordnung fügen.

Schließlich können wir hier noch Bildungen anführen, die schon den Übergang von bilateralsymmetrischer Anordnung zu disymmetrischer und damit zu radiärer einleiten. Es sind dies die Seitenorgane und alle auf die Seitenlinie oder die Seitenfelder beschränkten besonderen Bildungen. Aber gerade dadurch, daß z. B. die Seitenorgane mit außerordentlicher Konstanz genau in der Seitenlinie liegen, zeigt sich nach meinem Dafürhalten, namentlich auch insofern der Körper stets drehrunde Form hat, ein deutliches Hinneigen zu Disymmetrie.¹⁾ Auch die genau in der Seitenlinie liegenden Sinnesborsten bei *Anticoma*, die Seitenpapillen bei *Ascaris*, die Seitenmembranen usw. fallen unter diesen Gesichtspunkt. Bei manchen Nematoden sind auch besondere Seitenfelder ausgebildet, ja manchmal sogar durch eine besonders auffällige Ornamentierung ausgezeichnet (vgl. Fig. 14, Taf. 3). Auch da scheint mir eher ein disymmetrisches Verhalten vorzuliegen, namentlich dann, wenn auch noch besondere Medianfelder ausgebildet sind.

1) Meines Wissens sind die Seitenorgane nur bei einigen neuerdings bekannt gewordenen *Paramermis*-Arten etwas dorsal verschoben. Ich habe in der nachstehend aufgeführten Arbeit versucht, diese Erscheinung ursächlich zu erfassen: Studien an Nematoden aus der Niederelbe, 1. Teil, Mermithiden (in: Mitt. Zool. Mus., 2. Beiheft z. Jahrb. d. Hamburg. wiss. Anstalten, Vol. 35, 1918). Man vgl. vor allem das am erwähnten Orte p. 95 Gesagte. Weitere Tatsachen dazu finden sich in STEINER, Die von A. MONERD gesammelten Nematoden der Tiefenfauna des Neuenburgersees (in: Bull. Soc. neuchâtoise Sc. nat., Vol. 43, 1919).

Auf diese disymmetrischen Züge wollen wir im nächsten Kapitel, in dem die Radiärsymmetrien des Nematodenkörpers dargestellt sind, weiter eintreten. Mit SPENGEL halte ich die Disymmetrie nur für einen Spezialfall der Radiärsymmetrie, der diese mit Bilateral-symmetrie verbindet.

Diskussion der Bilateralität des Nematodenkörpers.

Ohne auf das Problem der Bilateralsymmetrie an sich näher einzutreten, sei nur kurz folgendes ausgeführt: DUNKER sieht als Ursache der bilateralen Antimerie von Organismen die Zerlegung des sich entwickelnden Eies in zwei ihren Anlagen nach gleichwertige Teile. Es ist dies aber keine kausale Erklärung; denn warum die Tiere bilateral-symmetrisch sind, wird uns damit nicht gesagt. Was DUNKER als Ursache bezeichnet, ist ein bloßer Hinweis darauf, daß das vollentwickelte Tier bilateralsymmetrisch sei, weil dies auch schon beim zweizelligen Jugendstadium der Fall ist. Die eigentliche Ursache der Bilateralsymmetrie oder irgendeiner Symmetrie eines Organismus ist gewiß nicht im Ei- oder einem Furchungsstadium desselben zu suchen, sondern in der besonderen Lebensweise des ausgewachsenen Organismus. Die Lebensweise bedingt die Art der Anordnung der Organe und Teile eines solchen. Wird die Lebensweise einschneidend geändert, z. B. durch Übergang von der Freibeweglichkeit zur Sessilität und umgekehrt oder durch Änderung in der Art der Locomotion, der normalen Raumorientierung des Körpers usw., so erfolgt stets eine Umordnung und Umlagerung einzelner Organe und ganzer Organkomplexe. Solche Umordnungen und Umlagerungen müssen aber stets an gegebene Verhältnisse anschließen. Nur dieses Gegebene kann neugeordnet werden. Kommt also eine neue Anordnung der Organe oder ihrer Teile zustande, so wird das Resultat ganz wesentlich davon abhängen, wie die den Ausgangspunkt bildende Organisation ausge-sehen hat. Das läßt sich immer und überall feststellen. Gerade zum Verständnis der Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers ist es besonders nötig, dies sich immer vor Augen zu halten.

Aus dem vorangehenden Kapitel geht hervor, daß dem Nematodenkörper eine ganze Anzahl Eigentümlichkeiten typischer Bilateralia abgehen (dorsoventrale Abplattung des Körpers; Ventral-seite nicht Kriechseite und in normaler Lage auch nicht der Unter-lage zugekehrt; Mund terminal statt bauchständig usw.). Dagegen

kommt sekundär namentlich durch Hilfsorgane zur Copulation eine Steigerung des bilateralen Charakters zustande, da jene Bauchseite noch als Copulationsseite funktioniert. Doch zeigen gerade hochentwickelte Formen in dieser Beziehung die stärkste Steigerung. Wir haben also einerseits ein Herabmindern, ein Schwinden bilateralen Organisationseigentümlichkeiten, dem sekundär aber eine Steigerung entgegensteht.

Aus der Ontogenese scheint hervorzugehen, daß wenigstens der Mund bei den Ahnen unserer Tiere ursprünglich ventral lag. Weiter können wir, den zwei nachfolgenden Kapiteln vorgreifend, bemerken, daß auch das sog. Excretionssystem, die Gonaden und Gonoducte und der Schwanzdrüsenapparat, alles Bildungen, die für die Primitiv-Nematoden typisch waren, ausgesprochen bilateralsymmetrische Anordnung zeigten. Den Ahnen der Nematoden kam also sicher in stärkerem Maße Bilateralität zu als den heutigen Vertretern. Dagegen scheint mir die durchgängig, also nie dorso-ventral abgeflachte, drehrunde Körperform und namentlich der Umstand, daß die Nematoden die Bauchseite nie als Kriechseite, höchstens als Kletterseite benutzen und bei erzwungenem Kriechen stets auf einer Seitenfläche des Körpers gleiten oder liegen, nur so gedeutet und verstanden werden zu können, daß jene Ahnen, trotz gesteigerter Bilateralität, nicht kriechende oder gleitende, noch wühlende und kletternde Lebensweise führen konnten. Die absolute Hilflosigkeit im Gebrauche der Bauchseite zur Locomotion muß doch besonders auffallen, da sie zum Zwecke der Copulation einer derartigen funktionellen Steigerung fähig ist. Bei ausgeprägtem bilateralem Bau können die Ahnen unserer Nematoden doch nur eine freibewegliche, schwimmende Lebensweise geführt haben.

Daß wir in der für unsere Tiere typischen und speziellen Art der Bilateralität, wie sie durch die Lage des Excretionsporus, der Geschlechtsöffnungen, des Afters usw. gegeben ist, etwas Primäres sehen, scheint mir damit genügend begründet. Im Gegensatz dazu sind die zum Copulationsakt benutzten und auf einzelne Gruppen beschränkten bilateralen Bildungen sekundär erworben.

Dasselbe gilt mit Sicherheit von den ventralen Hakenborsten von *Rhabdogaster*, den tubulösen Ventralanhängen der Chaetosomatiden und den dorsad verschobenen Ocellen usw.

Alle diese sekundären bilateralen Bildungen mögen, namentlich wenn sie mit dem Copulationsakt scheinbar in keinem Zusammenhang stehen, infolge ihrer Bilateralität rätselhaft sein; ja, wären

sie nicht auf einzelne Gruppen beschränkt, so könnte man, auf sie gestützt, sogar geneigt sein, den primären, ursprünglichen Charakter der Bilateralsymmetrie des Nematodenkörpers in Zweifel zu ziehen.

Doch scheint mir erwiesen zu sein, daß auch diese Bildungen mit dem Gebrauch der Bauchseite als Copulationsseite zusammenhängen und zwar aus folgenden Gründen. Wir haben weiter oben bereits erwähnt, daß sich im Anschluß an die Art der Copulation namentlich beim Männchen, aber auch beim Weibchen die Tendenz geltend mache, das Hinterende überhaupt ständig bauchwärts etwas einzukrümmen. Wohl im Anschluß an dieses Verhalten heften sich dann zahlreiche Formen an der Unterlage so an, wie die Fig. T es darstellt, und nicht, wie Fig. R es zeigt. So ist z. B. das Schwanzende bei einigen *Euchromadora*-Arten (*E. togoensis* STEINER) direkt in dieser Stellung versteift, so daß es überhaupt nicht mehr ganz gestreckt werden kann. Diese *E. togoensis* fand ich dann in der Tat auch in submarinen Algenrasen auf Stengeln von Algen festsitzend. Dann habe ich bei *Cyatholaimus caecus* DE MAN var. *ophthalmophorus* STEINER ausgeprägt dorsad verschobene Ocellen beobachtet. Die Form wurde auf einer Korallenbank bei Port-Said gesammelt. Sie besaß ebenfalls ein typisch ventrad eingekrümmtes Schwanzende. Ich kam deshalb auf die Vermutung, die Form lebe an den Steilwänden jener Korallenbank in einer Stellung analog der Fig. T.

Die tubulösen Ventralanhänge der Chaetosomatiden und vermutlich auch die Hakenborsten bei *Rhabdogaster* scheinen mir bestimmt ebenfalls mit einer derartigen Lebensweise in Verbindung zu stehen. Bei den Chaetosomatiden ist der Schwanz nicht bauchwärts gekrümmt, aber schlank und zierlich. In Neapel fand ich die hierher gehörende *Draconema cephalatum* COBB stets an den Stengeln von Posidonia. Auch an den übrigen Fundstellen, von wo ich diese Tiere besitze, fanden sie sich stets zwischen Algenstengeln, so daß ich nicht fehl zu gehen glaube, wenn ich ihnen eine auf submarinen Pflanzen usw. festsitzende Lebensweise zuspreche. Die tubulösen Ventralanhänge, die bestimmt als modifizierte Körperborsten zu betrachten sind, dienen bei dieser Lebensweise zur bessern Fixation des Hinterendes (vgl. Fig. S) sowohl beim ruhigen Festsitzen des Tieres als auch beim Klettern auf diesen Pflanzenstengeln herum.¹⁾

1) In einer mir während der Korrektur dieser Arbeit in liebenswürdiger Weise übersandten Untersuchung wird diese Anschauung volllauf bestätigt; vgl. IRWIN-SMITH, Vera, On the Chaetosomatidae (Fortsetzung S. 47 unten!)

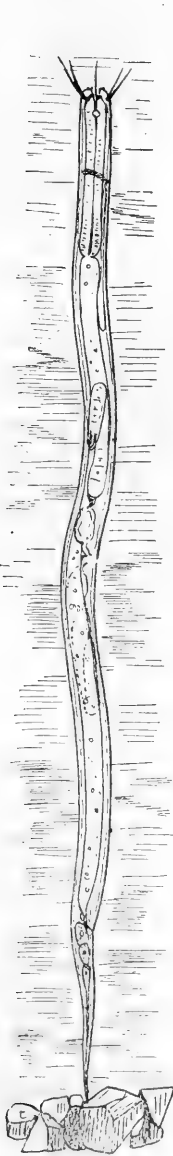


Fig. R.

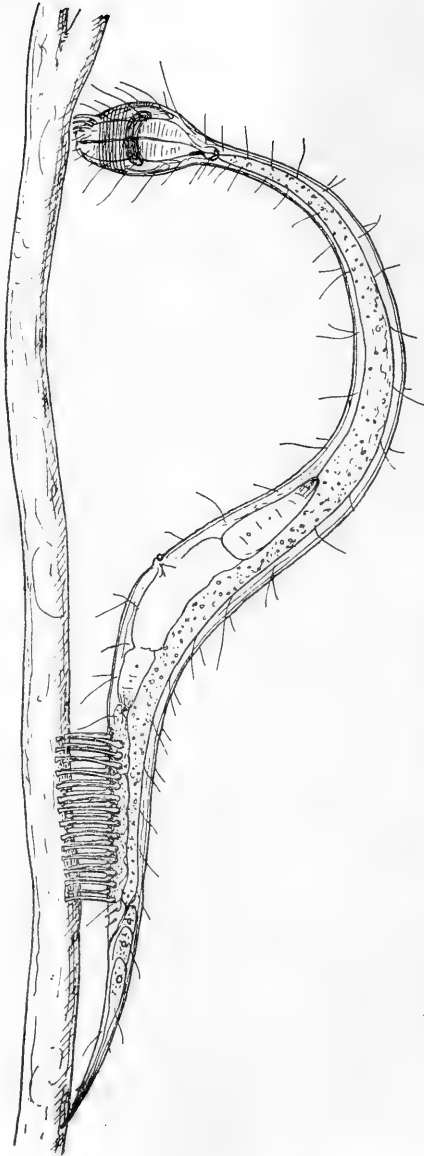


Fig. S.



Fig. T.

Fig. R. Schematische Darstellung eines normal orientierten freilebenden Nematoden. Das Tier sitzt mit der Schwanzspitze auf dem Grunde fest und stellt die Körperhauptachse senkrecht zur Unterlage. (Original.)

Fig. S. Schema, um die Art und Weise des Festsitzens der Chaetosoma-

tiden und namentlich Zweck und Bedeutung der sogenannten tubulösen Ventralanhänge, aber auch der Hakenborsten des Kopfes zu zeigen. Das Tier sitzt auf einem Algenstengel fest oder klettert darauf nach Art einer Spannerraupe herum. (Original.)

Fig. T. Schema, um die Art und Weise des Festsitzens und Festheftens all jener Formen zu zeigen, die ein ventrad gebogenes und versteiftes Schwanzende besitzen, wie viele *Euchromadora*-Arten, *Cyatholaimus*-Arten usw. Eine andere Art des Festsitzens ist nicht gut möglich, da der Schwanz eben nicht gerade gestreckt werden kann. (Original.)

Die Tendenz, bei einer derartigen Lebensweise die Bauchseite und nicht die Rückenseite der Stütze dem Träger, der Tragfläche zuzuwenden, scheint mir unbedingt im Zusammenhang zu stehen mit dem Gebrauch derselben als Copulationsseite. So betrachtet scheinen doch auch wieder diese sekundär erworbenen Bilateralsymmetrien dafür zu zeugen, daß unsere Tiere ursprünglich viel ausgesprochener Bilateralia waren als heute.

Radiärsymmetrische Züge im Bauplan des Nematodenkörpers.

Das wesentliche des radiären Baues besteht nach SPENGLER in der Wiederholung gleicher Organe um eine Hauptachse herum. Wird der Nematodenkörper auf entsprechende Erscheinungen hin untersucht, so sind leicht eine ganze Anzahl von Bildungen zu finden, die dieser Anforderung entsprechen. Ja man kann sagen, die radiärsymmetrischen Züge sind am Nematodenkörper mindestens ebenso reich, wenn nicht reicher vertreten als die bilateralsymmetrischen und bilden in ihrer speziellen Ausbildung eine Eigenart unserer Klasse. Beziehen wir die Disymmetrie mit ein, so bietet der Nematodenkörper Fälle von zwei-, drei-, vier-, sechs- und mehrstrahliger Radiärsymmetrie. Wir können für jeden dieser Fälle Bildungen aufführen, ja vielfach in Mehrzahl, und sie lassen sich mit Ausnahme einiger weniger hochspezialisierter Formen an sämtlichen Nematoden nachweisen; sie bilden also etwas Typisches für die Nematodenorganisation.

with Descriptions of new species, and a new genus from the coast of New South Wales (in: Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 42, 1917). IRWIN-SMITH schreibt dort: „They have been found only along the shore-line, and at shallow depths of the coast, where they lie on the rocky or stony sea-floor, among dumps of seaweed and shell-fish; and creep along by curious, looping movements like those of leeds. In this movement, they are assisted by adhesive setae situated in rows on the undersurface of the body towards the posterior end, and in a fringe round the anterior margin of the head-swelling.“

Betrachten wir erst die Fälle von disymmetrischer Organanordnung; sie leiten ja von der Bilateralsymmetrie zur Radiärsymmetrie über. Oft könnte man hierhergehörende Bildungen auch direkt zu ersterer rechnen.

Disymmetrien am Nematodenkörper.

Wir können am Nematodenkörper Disymmetrien unterscheiden, die nur auf einzelne Genera, ja sogar Arten beschränkt sind, und solche, die der ganzen Klasse zukommen.

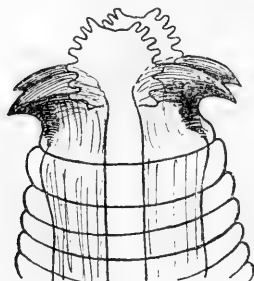


Fig. U.

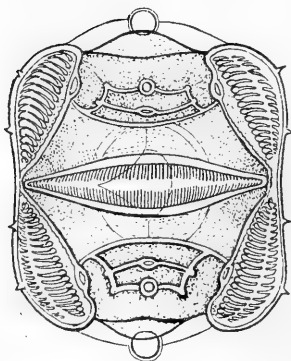


Fig. W.

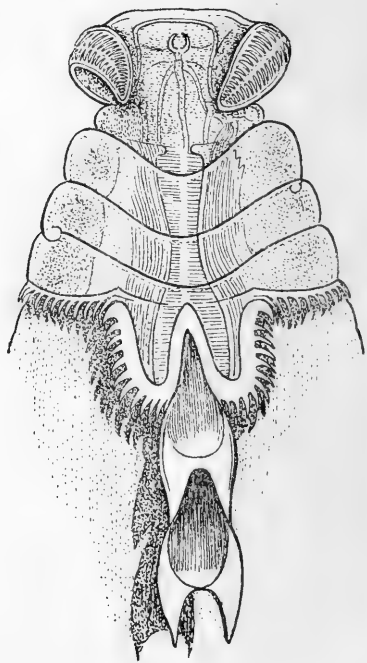


Fig. V.

Fig. U. Kopfende von *Diploscapter coronatus* (MAUPAS), von der Seite gesehen: dorsal und ventral findet sich je ein kräftiger Doppelhaken. Beim Kriechen schlägt das Tier nach COBB abwechselnd den einen und dann den anderen Haken seitwärts ein und rückt derart langsam vorwärts; es gleitet allerdings nicht auf der Bauch-, sondern der rechten oder linken Körperseite. Das Vorderende ist ausgeprägt disymmetrisch gebildet.

Fig. V. Seitenansicht des Vorderendes von *Heth juli* COBB.

Fig. W. Ansicht des Kopfes von *Heth juli* COBB. von vorn. Man beachte die ausgeprägt disymmetrische Anordnung sämtlicher Bildungen dieses Tieres, sowohl der Mundspalte, der Stützgerüste, der Sieb- und Saugscheiben als des weiter hinten stehenden Hakenkranzes und der großen Seitenhaken. (Nach COBB.)

Die der ersten Gruppe sind wohl durchgehends auf „wirkungs-kausalem“ Wege entstanden, während die letzteren mindestens teilweise „beziehungskausal“ hervorgegangen sein mögen.

Für die erste Gruppe seien die Genera *Diploscapter*, *Heth* und *Wilsonema* erwähnt. Immer ist es das Vorderende, das durch seine besondere Gestaltung und Organanordnung typische Disymmetrie zeigt.

So hat dieses bei *Diploscapter coronatus* (MAUPAS) ein ausgeprägt disymmetrisches Aussehen, man braucht nur die Fig. U darauf hin näher anzusehen. Hier handelt es sich allerdings wieder um eine ganz spezielle Bildung, die auf das Genus beschränkt ist. COBB bringt die Gestaltung des Vorderendes hier mit der Bewegung in Verbindung. Er bemerkt, das Tier bewege sich nämlich derart, daß abwechselnd der dorsale und der ventrale Haken eingeschlagen werde und das Tier so vorwärts gleite.

Bei *Heth*, einem Genus, dessen einziger Vertreter als Parasit in einem *Julus* in Neusüdwaies gefunden wurde, sind die seltsamen Siebvorrichtungen und Hakenkränze bestimmt als sekundär erworbene Bildungen zu bezeichnen. Sie sind es, die dem Vorderende hier sein so auffällig disymmetrisches Aussehen verleihen (vgl. Fig. V u. W).

Die Deutung der ebenfalls typisch zweistrahlig symmetrisch angeordneten merkwürdigen Anhänge am Vorderende von *Wilsonema* (vgl. Fig. X u. Y) ist heute noch nicht abgeklärt. Jedenfalls handelt es sich auch hier um sekundär erworbene Bildungen.¹⁾

Bei dem kreisrunden Körperquerschnitt unserer Tiere können wir eine ganze Reihe von Bildungen als disymmetrisch bezeichnen, die bei abgeplatteter Körperform als bilateralsymmetrisch bezeichnet werden müßten; denn im Grunde ist ja kreisrunde Körperform an sich schon Radiärsymmetrie und prägt dann allen Bildungen diesen Stempel auf.

1) *Wilsonemia cagitatum* COBB fand ich in der Schweiz unter Moos in mulmigem Waldboden. Die Tiere sind sehr träge; die beiden medialen gefiederten Kopflappen werden vom lebenden Tiere in dorsoventraler Richtung hin- und herbewegt; werden sie einander genähert, so bilden sie über dem Mundeingang ein siebförmiges Dach, und die beiden seitlichen, sensitiven Taster ragen dann ebensoweit vor wie die Spitze des Daches. Die Bedeutung der merkwürdigen Vorrichtung ist natürlich eine noch durchaus unsichere, vermutlich steht sie im Zusammenhange mit der Art der Nahrungsaufnahme.

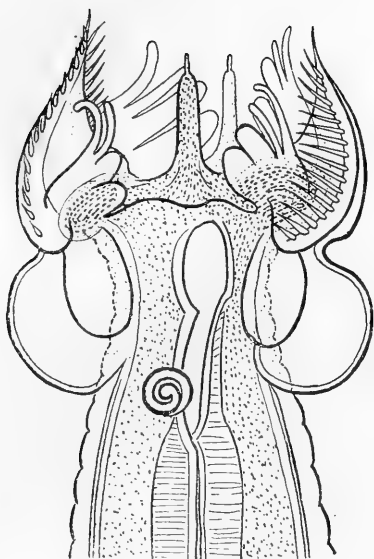


Fig. X.

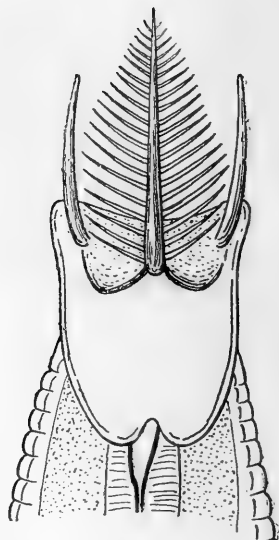


Fig. Y.

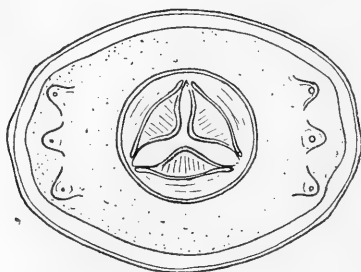


Fig. Z.

Fig. X. Kopf des *Wilsonema capitatum* COBB, Seitenansicht. Diese Tiere sind weltweit verbreitete terricole Wesen von nur 0,3—0,4 mm Länge. Die Deutung der merkwürdigen, ausgeprägt dissymmetrisch angeordneten Kopfanhänge steht noch aus. (Leicht abgeändert nach COBB.)

Fig. Y. Kopf desselben Tieres von einer Medianseite gesehen. Man beachte, wie das Vorderende perilateral abgeflacht ist. (Original.)

Fig. Z. Ansicht des Kopfendes der *Oxyuris obvelata* RUDOLPHI von vorn. Die Kopfpapillen sind dissymmetrisch angeordnet. (Etwas vereinfacht nach FLÖGEL.)

So sind die Seitenorgane, Seitenmembranen, besondere Sensitivborsten in den Seitenlinien, bei den meisten Arten auch die Ocellen, dissymmetrisch angeordnet, da ihre genaue Seitenlage bei dem runden Körperquerschnitt immer ermöglicht, zwei Schnittebenen durch den-

selben zu legen und wir dann vier symmetrische Radien erhalten. Dabei sind die Seitenorgane eine weitverbreitete, ja allgemeine Erscheinung am Nematodenkörper. Vielleicht kommen sie überhaupt allen Nematoden zu und sind bisher bei einigen übersehen oder anders gedeutet worden.¹⁾ Es liegt nahe, in ihnen überhaupt schon von den Ahnen übernommene Bildungen zu sehen; doch ist hier nicht der Ort, ihre mutmaßliche Genese zu zeichnen. Seitenmembranen und Ocellen scheinen unabhängig voneinander bei den verschiedensten Nematodengruppen aufzutreten, also in keinem genetischen Zusammenhange zu stehen.

Weitere, öfters disymmetrisch angeordnete Bildungen des Nematodenkörpers scheinen auch die Kopfpapillen zu sein. Einen besonders schönen Fall dieser Anordnung bietet *Oxyuris obvelata* Rud. (vgl. Fig. Z), dann *O. curvula* Rud.

Das ausgeprägteste und am weitesten verbreitete disymmetrische Verhalten am Nematodenkörper zeigen aber unbedingt die sog. Längswülste. Sie bilden eine bauliche Eigentümlichkeit unserer Tiere und sind in ihrem Wesen heute noch nicht erkannt. Ihre Form und Anordnung scheint aber deutlich auf Stützfunktion hinzuweisen. Nach der von uns dargelegten normalen Orientierung des Nematodenkörpers ergibt sich ja ihre Anordnung als die mechanisch einfachste Lösung, einen langgestreckten, drehrunden Schlauch wie ihn der Nematodenkörper darstellt, zu stützen. Ihre Deutung als strukturelle Anpassungserscheinung, als Stütz- und Verstärkungsleisten am Hautmuskelschlauch hat gewiß tatsächliche Berechtigung, namentlich im Zusammenhang mit der normalen Orientierung der Tiere. Meist sind die Seitenwülste bedeutend breiter, stärker und kräftiger als die Medianwülste²⁾; dann haben wir natürlich (Fig. F)

1) Seit der Niederschrift dieser Zeilen ist es mir gelungen, neue Tatsachen in dieser Richtung aufzudecken. Ich werde darüber in Kürze an anderer Stelle berichten. Die Seitenorgane sind chemische Sinnesorgane und nicht von den sogenannten Halspapillen mancher Nematoden herzuweisen, sondern von den Kopfsinnesorganen (Kopfborsten, Kopfpapillen) und zwar von den seitlichen. Aus diesen sind sie durch Umbildung hervorgegangen, teils so, daß die Gesamtheit der Seitenpapille (-borste), teils derart, daß nur ein Teil derselben abgetrennt und zum neuen Organ umgewandelt wurde.

2) Es hängt dies unbedingt mit der Fortbewegungsart zusammen, die beim „Schlängeln“ (Schwimmen, Kriechen, Klettern) ein Strecken und Beugen in der Medianebene, nie in der Frontanebene darstellt. Die stärkeren Stützleisten werden dabei baulich am vorteilhaftesten in den Seitenlinien angebracht; schon kurzes Nachdenken führt zu dieser Einsicht.

stets ausgeprägte Disymmetrie. Sobald sich aber diese Unterschiede verwischen, geht die Disymmetrie in vierstrahlige Radiärsymmetrie über. Ja bei großen Formen kann durch Auftreten von weiteren submedial oder sublateral liegenden Längswülsten die Zahl der Radien noch vermehrt werden. Doch sind dann diese nachträglich erworbenen Längswülste meist schwächer und den anderen ungleichwertig. Gerade das Auftreten derselben bei großen Formen mag bestätigen, daß diesen Bildungen überhaupt im Wesentlichen Stützfunktion zukommt.

Die Frage, welcher Typus der Anordnung von Längswülsten der ursprünglichste sei, scheint mir dahin beantwortet werden zu müssen, daß dies der zweistrahlig-radiärsymmetrische sei. Es scheint, daß die primitiven Formen überhaupt nur Seitenwülste besaßen, daß die Medianwülste erst sekundär hinzukamen. Doch sind diese Fragen später noch erst einer gründlichen Prüfung zu unterziehen.

Man ist geneigt, in der Disymmetrie eine Mittelstufe zwischen Radiärsymmetrie einerseits und Bilateralsymmetrie andererseits zu sehen und sie als quasi notwendiges Übergangsglied zwischen beiden zu beurteilen, gehe nun im einzelnen Fall der Weg der phylogenetischen Entwicklung von der Bilateralsymmetrie zur Radiärsymmetrie oder umgekehrt. Dies mag oft der Fall sein, scheint mir aber keine unbedingte Notwendigkeit. Radiärsymmetrische Bildungen können direkt in bilateralsymmetrisch angeordnete übergehen, ohne daß es eine disymmetrische Zwischenstufe gibt. Auch der umgekehrte Weg mag vorkommen. Für den ersten Fall sei nur auf die Anordnung der sog. Hakenborsten am Kopfe der Chaetosomatiden verwiesen oder auf die tubulösen Ventralanhänge derselben. Beide Bildungen sind sicher aus ursprünglich radiär angeordneten hervorgegangen, einerseits aus radiären Kopfborsten¹⁾, andererseits aus ebensolchen Körperborsten, wohl ursprünglich aus submedian stehenden. Es ließen sich für dieses Geschehen noch weitere Beispiele anführen und desgleichen auch solche für den umgekehrten Weg.

Wir dürfen uns also nicht etwa vorstellen, die aufgeführten disymmetrischen Bildungen des Nematodenkörpers seien nun Zeugnisse aus jener Epoche der Nematodenphylogenese, in der diese, von der Bilateralsymmetrie ausgehend auf dem Wege zur Radiärsymmetrie ein disymmetrisches Zwischenstadium erreicht hatten. Die Annahme einer derartigen allgemeinen Stammesentwicklung wäre ganz verfehlt. Wir haben bei den heute am Nematodenkörper vorkommenden

1) Aber wohl kaum aus den Kopf-Sinnesborsten!

Disymmetrien jeden einzelnen Fall genau ursächlich zu untersuchen, können also nicht generalisieren. Das mag die Disymmetrie des Vorderendes z. B. von *Diploscapter*, *Heth*, *Wilsonema* usw. deutlich zum Bewußtsein bringen. Dort scheint mir das ursprünglich wohl typisch radiärsymmetrisch gebildete Vorderende sekundär disymmetrisch geworden zu sein. Bei *Heth* handelt es sich bestimmt um eine Anpassungserscheinung zum Zwecke der Fixation. Auch bei den übrigen Genera dürften sich diese Bildungen später als Ausgleicherscheinungen entpuppen; heute steht man ihnen noch ziemlich ratlos gegenüber.

Aus all diesem mag deutlich genug hervorgehen, daß das Problem der Disymmetrie am Nematodenkörper nur mit demjenigen der Radiärsymmetrie und Bilateralsymmetrie zusammen gelöst werden kann.

Mehrstrahlige Radiärsymmetrien am Nematodenkörper.

In diesem Abschnitt sollen mit Ausnahme der vorangehend bereits dargestellten Disymmetrien sämtliche radiärsymmetrisch angeordneten Bildungen kurz aufgeführt werden. Es handelt sich also um Bildungen, die drei-, vier-, sechs-, acht-, zehn-, zwölf- und mehrstrahlig vorkommen können. Es mag also schon hier einleitend besonders hervorgehoben werden, daß die radiären Züge des Nematodenkörpers nicht einem einzigen Typus angehören. Wir können vielmehr ein ausgeprägtes Gemisch aller nur möglichen Typen von radiärer Anordnung feststellen, ein Gemisch, wie es sonst kaum eine andere Tierklasse bietet. Auf diesen Punkt sei besonders Gewicht gelegt. Mir scheint darin ein nicht unwichtiges Moment für die Beurteilung der Radiärsymmetrien des Nematodenkörpers überhaupt zu liegen; darauf soll weiter unten noch eingegangen werden.

Es ist vor allem, ja fast ausschließlich, das Vorderende des Nematodenkörpers, das radiärsymmetrische Züge aufweist. Ja, dieses Vorderende erhält überhaupt sein charakteristisches Aussehen durch die radiäre Anordnung seiner ihm eigenen Bildungen. Dies sei an dieser Stelle ebenfalls noch speziell hervorgehoben.

Ein weitverbreiteter Anordnungstypus ist der dreistrahlig-radiärsymmetrische. Beispiele für denselben liefern:

1. Sehr häufig die Lippen und ihre besonderen Bildungen, (z. B. bei *Enoplolaimus labiatus* BÜTSCHLI, *Enopl. italicus* STEINER [vgl. Fig. A¹]).
2. In einigen Fällen auch die Lippen- und Kopfpapillen.
3. Sehr häufig ist die Mundhöhle dreistrahlig-radiärsymmetrisch.

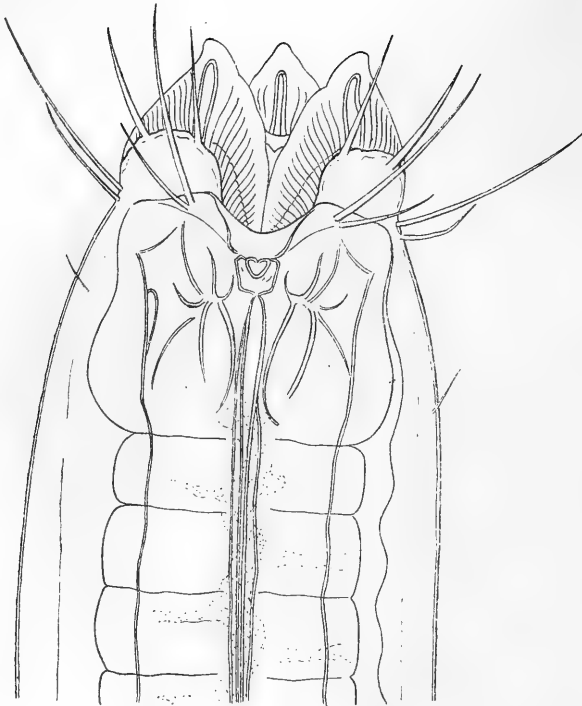


Fig. A¹



Fig. B¹.

Fig. A¹. Kopfende des *Enoplolaimus italicus* STEINER. Die Figur gibt ein Beispiel für die 3strahlige Anordnung der Lippen, die hier eigenartig blattartig ausgebildet sind. (Original.)

Fig. B¹. Vorderende der *Anthonema revoluta* COBB. Hier sind die Kopfanhänge im Gegensatz zu den beiden vorangehenden Formen 6strahlig radiär angeordnet. (Nach COBB.)

4. Das Lumen des Vorderarmes fast ausnahmslos.
5. Der Klappenapparat des Ösophagealbulbus, falls ein solcher vorhanden ist.
6. Die sog. Ösophagusdrüsen.
7. Die Cardia-Drüsen, wenn vorhanden.
8. Sehr häufig auch die Mundzähne, wenn solche vorkommen.
9. Öfters auch besondere Kopfanhänge, wie bei *Cephalobus ci-viatus* (innerer Kreis).

Für viele dieser Fälle ließen sich eine große, große Zahl Beispiele anführen. So sind die Lippen außerordentlich häufig in Dreizahl vorhanden und typisch strahlig angeordnet, z. B. bei *Oxyuris vermicularis* und vielen anderen Oxyuriden, bei den Ascariden, bei vielen Rhabditiden usw.

Die dreistrahlig Organanordnung am Nematodenkörper weist nahe Beziehungen mit der sechsstrahligen auf. Ja, es scheint, daß die erstere direkt aus letzterer durch Reduktion mancher Bildungen hervorgegangen ist. Dafür spricht, wie schon ANTON SCHNEIDER ausführt, namentlich die Anordnung der Kopfpapillen, die z. B. auch bei nur 3 Lippen in Sechszahl vorhanden sind und in ihrer Verteilung und Innervierung auf einen sechsstrahlig radiären Ausgangspunkt hinweisen.

Ob auch der umgekehrte Entwicklungsmodus vorkam, d. h. die Ausbildung sechsstrahliger Organanordnung aus der dreistrahlig durch Verdoppelung, kann heute noch nicht entschieden werden. Jedenfalls ist für manche Bildungen (z. B. die Ösophagusdrüsen) der dreistrahlig Typus der ursprüngliche.

Die sechsstrahlige Organanordnung scheint ausschließlich auf das Vorderende beschränkt zu sein, also nur Bildungen um den Mundeingang herum zu betreffen. Wir finden sie:

1. Sehr häufig bei Lippen; ja, die sechsstrahlige Anordnung derselben kommt neben der dreistrahlig fast ausschließlich vor, z. B. bei den Strongyliden, Rhabditiden, Dorylaimiden usw.

2. Am häufigsten aber scheint sechsstrahlige radiärsymmetrische Anordnung die Kopfpapillen und namentlich die Kopfborsten zu betreffen, seien diese nun in nur je einem oder in mehreren Kreisen vorhanden.

3. Falls eine Mundhöhle vorhanden ist, besitzt dieselbe sehr häufig sechsstrahlige Form.

4. Fast durchgehends sind auch die sog. Kopfanhänge sechsstrahlig angeordnet, wie bei *Anthonema* COBB (vgl. Fig. B¹), *Teratocephalus* DE MAN, manchen *Cephalobus*-Arten (*Cephalobus ciliatus* v. LINSTOW) usw.

5. In einigen Fällen sind auch zahn- und kieferartige Bildungen sechsstrahlig radiär angeordnet, so bei *Scaptrella* COBB (vgl. Fig. C¹).

6. Auch die Längsnervenstämmen zeigen mindestens zum Teil sechsstrahlige Anordnung.

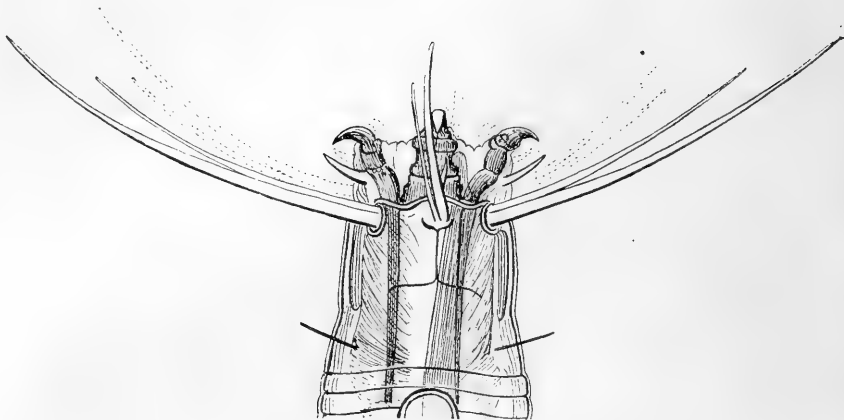


Fig. C¹.

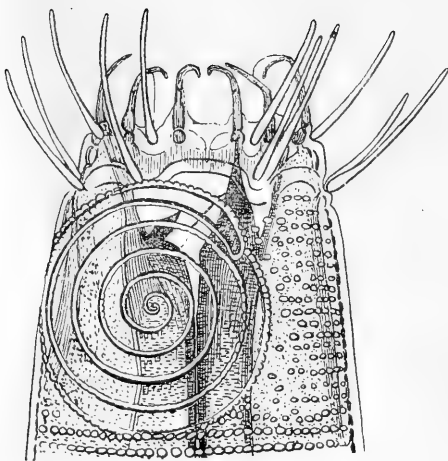


Fig. D¹.

Fig. C¹. Kopfende der *Scaptrella cincta* COBB als Beispiel 6strahliger Anordnung von Kieferbildungen; die Kiefer (Hakenzähne) sind geöffnet. (Nach COBB.)

Fig. D¹. Kopfende des *Pomponema mirabile* COBB. Man beachte die 12strahlige radiäre Anordnung der Lippen und der an ihrem Apex stehenden Borsten. (Nach COBB.)

7. Dann hat schon ANTON SCHNEIDER bemerkt, daß auch am Ösophagus mitunter die „Sechszahl“ auftrete, d. h. der Querschnitt seines Lumens ist in einigen Fällen sechsstrahlig radiär.

Durch Verdoppelung sechsstrahlig radiärer Bildungen kommt in manchen Fällen sogar ein zwölfstrahlig-radiärsymmetrischer Typus zustande, so z. B. bei *Pomponema mirabile* COBB (vgl. Fig. D¹), wo 12 Lippen vorhanden sind, von denen jede auf dem Apex noch eine gegliederte Borste trägt.

Weiter spielt am Nematodenkörper auch die vierstrahlige Organanordnung eine große Rolle.

Das vierstrahlig-radiärsymmetrische Verhalten der Längswülste wurde weiter oben im Abschnitt über die Disymmetrie bereits berührt. Doch scheint mir, daß die Fälle typisch vierstrahlig radiärer Anordnung der Längswülste weit seltener sind als diejenigen rein disymmetrischer Ordnung. Gerade da scheint mir der ausgeprägt radiäre Typus der jüngere zu sein; das mehr disymmetrische Verhalten halte ich für ein Hineintönen ursprünglicher Bilateral-symmetrie.

Kommt dann durch das Auftreten von weiteren 4 submedianen Längswülsten selbst eine achtstrahlige Radiärsymmetrie zustande, so ist dies unbedingt kein primitives Verhalten.

Auf die ebenfalls vierstrahlig radiäre Anordnung der Körpermuskulatur der Nematoden dürfen wir kein zu großes Gewicht legen, da dieselbe überhaupt bei zahlreichen Vermaliertypen vorkommt. Immerhin ist die absolute Konstanz dieser radiären Anordnung für die Muskelfelder hervorzuheben.

Bei zahlreichen Nematoden sind 4 submediäne Kopfborsten oder auch Kopfpapillen vorhanden; diesen kommt als Sinnesorganen, das sei gleich bemerkt, große Bedeutung zu. Ihre vierstrahlig-symmetrische Anordnung muß deshalb um so mehr hervorgehoben werden. Da es aber neben den Nematoden-Arten mit 4 Kopfborsten noch zahlreiche mit 6 solchen gibt, wobei dann zu den 4 submedianen noch 2 laterane kommen, muß man sich fragen, welcher Typus der ältere sei, ob der vierstrahlige oder der sechsstrahlige. ANTON SCHNEIDER hält den letzteren für den ursprünglichen und sieht im vierstrahligen nur einen aus jenem abgeleiteten Typus. Ich selbst halte heute die Sache noch nicht für spruchreif. Die Ansicht SCHNEIDER's hat vieles für sich; doch spricht namentlich folgendes Moment dagegen. Den lateranen Borsten und auch Papillen kommt im Auftreten oder Fehlen eine große Selbständigkeit zu; sie sind zudem meist morphologisch und wohl auch physiologisch den entsprechenden submedianen Bildungen ungleichwertig.

Weiter scheint mir das weitverbreitete Vorkommen von zu submedianen Längsreihen geordneten Körperborsten bei gänzlichem Fehlen von lateranen eher den vierstrahligen Typus auch der Kopfborsten usw. als ursprünglich zu erweisen.

Dem gegenüber spricht die sechsstrahlige Anordnung der kopf-

wärts laufenden Längsnervenstämme wieder deutlich für den umgekehrten Fall.

Ein endgültiges Urteil ist heute in dieser Sache noch nicht möglich; doch scheint auch mir die SCHNEIDER'sche Ansicht den Tatsachen näher zu kommen.¹⁾

Eine relativ sehr häufige Erscheinung sind am Nematodenkörper die eben bereits erwähnten submedianen Längsreihen von Körperborsten. Diese können einfache, zarte Hautborsten sein, aber auch zu merkwürdig umgebildeten, röhrenförmigen und gegliederten Borsten werden, wie wir sie bei den Desmoscoleciden treffen. Bei diesen letzteren soll ihnen besondere Bedeutung als Bewegungsorganen zukommen. Auch hier haben wir es mit typischer vierstrahliger radiärer Anordnung zu tun.

Eine ganz eigenartige Radiärsymmetrie gibt sich bei einigen speziellen Formen mit besonders zahlreichen Kopfborsten kund. Wir können da achtstrahlige symmetrische Anordnung jeweilen derselben Bildung beobachten, wie z. B. bei der von mir beschriebenen *Monohystera polychaeta* oder der dieser nahestehenden *M. pilosa* COBB's.

Schließlich können wir die Anordnung der Ösophaguskulatur mit guten Gründen ebenfalls als eine radiärsymmetrische bezeichnen, ohne speziell die Zahl der Radien, die vorhanden sind, zu bestimmen. Und letzten Endes bewirkt der kreisrunde Körperquerschnitt, daß jedes Teilchen der Haut, des Integuments ebenfalls radiärer Anordnung sich einfügt.

Diese Übersicht über die am Nematodenkörper vorkommenden Radiärsymmetrien mag genügen. Für das Vorderdarmrohr, die Lippen, die Kopfpapillen und Kopfborsten, die Längswülste, die Muskelfelder, die Ösophagus- und Cardia-Drüsen sind sie typisch.

Freilich gibt es wohl für diese sämtlichen Bildungen auch Ausnahmefälle, wo der strahlige Typus zugunsten eines bilateralen oder gar asymmetrischen verlassen wird; doch ist dann stets leicht zu erweisen, daß es ein sekundäres Verhalten ist und eben der strahlige Typus den Ausgangspunkt bildete. Die Gründe der Änderung der Organanordnung lassen sich meist gut aufdecken.

Hier anschließend soll nun versucht werden, den Ursachenkomplex zu ergründen, der dieses merkwürdige Vermischen ver-

1) Seit der Niederschrift dieser Zeilen haben sich die Tatsachen, die für die SCHNEIDER'sche Ansicht sprechen, weiter vermehrt. Es sei nur nochmals an die S. 51 erwähnte Herleitung der Seitenorgane erinnert.

schiedener radiärer Typen und überhaupt das Auftreten von Radiärsymmetrien am Nematodenkörper bewirkt hat.

Die kausale Ergründung des Auftretens radiärsymmetrischer Züge am Nematodenkörper.

Einleitend sei bemerkt, daß wir hier auch die disymmetrischen Züge in die Betrachtung miteinbeziehen. Formale und auch sachliche Gründe sprechen dafür.

Zunächst sei betont, daß wir nicht das Problem der Radiärsymmetrie überhaupt behandeln wollen, sondern soweit möglich nur in bezug auf unsere Tiergruppe. Das Problem generell genommen umfaßt sowohl das Tierreich als auch das Pflanzenreich. Eine solche Darstellung kann nicht in den Rahmen dieser Abhandlung passen.

Zuerst soll untersucht werden, ob diese radiärsymmetrischen Züge am Nematodenkörper etwas Primäres, Primitives sind oder ob sie erst sekundär erworben wurden und ursprüngliche bilaterale Züge verdrängt haben. Je nach dem Resultat wird sich dann die weitere Fragestellung ergeben.

Zusammenfassend soll nochmals folgendes festgehalten werden.

Radiärsymmetrische Anordnung von Organen ist am Nematodenkörper eine sehr häufige Erscheinung, ja für die Gestaltung des Vorderendes typisch. Diese Radiärsymmetrien finden wir mit einer Konstanz immer und immer wieder, daß sie nicht als „zufällig“ bezeichnet werden können. Sie gaben ANTON SCHNEIDER den Anlaß, von einem Zahlengesetz im Bau dieser Tiere zu sprechen. Nach ihm beherrschen die beiden Zahlen 3 und 6 „das Auftreten aller Bildung bei den Nematoden“. Eigenartig mutet es dabei natürlich an, daß zwei-, drei-, sechs-, zwölf-, vier- und acht-, ja sogar mehrstrahlige Organanordnungen sich mischen und an ein und demselben Tiere gefunden werden können. Weiter darf bei Beurteilung der Radiärsymmetrien (mit Einschluß der Disymmetrie) nicht übersehen werden, daß ein und dieselbe Bildung, ein und dasselbe Organ vielfach mehreren Anordnungstypen folgt; so können die Lippen drei-, vier-, sechs-, ja zwölfstrahlig angeordnet sein; ähnliches gilt von den Kopfpapillen und Kopfborsten usw. Wir sehen darin einen Beleg dafür, daß alle diese radiärsymmetrischen Züge etwas sekundär Erworbenes sind. Wäre Radiärsymmetrie am Nematodenkörper etwas Primäres, so wäre gewiß nicht dieses Gemisch von

mancherlei Vielstrahligkeit da, sondern einer dieser vielen Typen wäre ganz dominierend, wie wir es ja bei typisch radiären Tierformen sehen. Wir können nicht umhin, gerade in dieser Mischung so vieler radiärer Typen einen Hauptbeweis dafür zu sehen, daß die Radiärsymmetrie des Nematodenkörpers nichts Primitives ist.

Weiter spricht für die sekundäre Natur der Radiärsymmetrien des Nematodenkörpers der Umstand, daß sie hauptsächlich auf das Vorderende beschränkt sind; sie haben am Gesamtkörper nie diese Dominanz erreicht wie gerade um den Mund herum. Dies scheint mir ein Hinweis darauf, daß die terminale Verlagerung des Mundes den ersten Anstoß zum radiären Auftreten vieler Bildungen gegeben hat, wenigstens von Bildungen, die für die Nematodenorganisation typisch sind. Dies gilt beispielsweise nicht für die radiäre Anordnung der Muskulatur und Muskelfelder, die ja auch anderen Vermaliertypen, wie Rotatorien, Anneliden usw., zukommt.

Auch die Genese der Längswülste scheint mir auf einen bilateralsymmetrischen Ausgangspunkt hinzuweisen. Dafür spricht gewiß das Überwiegen der Seitenwülste, das namentlich in die Augen fällt, wenn wir diese Bildung ganz generell mit den anderen Längswülsten vergleichen. Eine vergleichende Darstellung der verschiedenen Organsysteme wird uns später ermöglichen, zu zeigen, daß die radiäre Ausbildung der Längswülste ebenfalls keine primitive Stufe ist. Für letztere ist vielmehr das Überwiegen der Seitenwülste, also die disymmetrische Ausbildung, typisch, und damit ist doch nach unserem Dafürhalten der bilateralsymmetrische Ausgangspunkt auch dieser Organanordnung nahe gerückt.

Daß die radiären Züge der Nematodenorganisation nichts Primäres sind, scheint mir weiter daraus hervorzugehen, daß die Geschlechtsorgane, die sog. Excretionsorgane (Seitenkanalsystem und Ventraldrüsenapparat), After und Geschlechtsöffnung und andere Züge, wie dies im Kapitel über die Bilateralsymmetrie weiter oben gezeigt wurde, die Tiere doch noch heute zu Bilaterien stempeln und bestimmt erweisen, daß eben diese bilateralen Charaktere früher stärker ausgeprägt waren.

Unsere eingangs gestellte Frage muß also dahin beantwortet werden, daß die am Nematodenkörper vorhandenen Radiärsymmetrien sekundär erworben sind. Unsere Tiere stammen nicht von Radiärtieren ab, sondern von Bilaterien. Lassen wir die Frage, wie diese letzteren ausgesehen haben mögen, bei Seite. Wichtig ist nur, fest-

zustellen, an welcher Stelle dieser Stufenreihe wir die ihr angehörenden Organismen Nematoden benennen wollen. Da muß betont werden, daß die terminale Lage des Mundes und die radiäre Ordnung der ihn umgebenden Bildungen als typisch für die Nematodenorganisation angesehen werden muß.

Wir haben nun in einem vorangehenden Kapitel bereits darauf hingewiesen, daß die große Mehrzahl der heute freilebenden Nematoden eine halbsessile Lebensweise führt, daß diese Tiere einen großen Teil ihres Lebens mit Hilfe ihres Schwanzdrüsenapparats irgendwo festgeheftet sind und den Körper dann meist mehr oder weniger senkrecht zur Unterlage orientieren. Wir wiesen auch darauf hin, daß, soweit wir heute vermögen den stammesgeschichtlichen Werdegang der Klasse zu überblicken, diese Lebensweise für die Primitivnematoden typisch war.

Nach diesen Überlegungen scheint es uns durchaus angezeigt, die zahlreichen radiärsymmetrischen Züge der Nematodenorganisation kausal mit dieser halbsessilen Lebensweise in Zusammenhang zu bringen. Überblicken wir den ganzen hier berührten Fragenkomplex, so bleibt uns heute keine andere Erklärungsmöglichkeit, vorausgesetzt natürlich, daß wir nicht von vornherein auf die Aufdeckung jeden Ursachenzusammenhangs in dieser Richtung verzichten.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit war schon einige Zeit fertig gestellt, als ich die neueste Arbeit von BOAS, „Zur Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere“ einsehen konnte. Dieser Forscher äußert sich über die Stellung der Nematoden nicht. Doch war es für mich außerordentlich erfreuend, feststellen zu können, daß er in der Wertung vieler Verhältnisse und Tatsachen zu ganz ähnlichen Resultaten kommt wie ich. Es sei hier nur auf die Wertung der strahligen Organanordnung hingewiesen. Besonders hervorgehoben sei folgender Satz (BOAS, p. 8): „Daß ein Festsitzen, besonders ein Festsitzen, bei welchem es sich um einen gestreckten Körper handelt, der nur mit dem einen Ende befestigt, sonst aber frei ist, — daß ein solches Festsitzen natürlich mit einem strahligen Bau zusammenfällt, resp. denselben bedingt hat, scheint aus einer Betrachtung zahlreicher Naturkörper hervorzugehen.“

Die am Nematodenkörper vorkommenden Asymmetrien.

Sie sind eine ebenfalls außerordentlich häufige, weit verbreitete, man möchte fast sagen, typische Erscheinung, die sich zum Teil auf

wichtige und den Bauplan hervorragend bestimmende Organe, Organapparate und Organsysteme erstreckt. Selbstverständlich handelt es sich bei den hier aufgeführten Asymmetrien nicht um bloße individuelle Variationen an Antimeren, wie sie jedem symmetrisch gebauten Organismus zukommen und wie sie auch am menschlichen Körper etwa in ungleicher Länge des rechten und linken Armes oder in ungleicher Sehschärfe des rechten und linken Auges gegeben sind.

Die am Nematodenkörper auftretenden Asymmetrien entstehen:

1. Durch ungleiche Ausbildung der Paarlinge paariger Organe, oder der einzelnen Organe bei mehrstrahliger radiärer Wiederholung derselben.

2. Durch Verlagerung unpaariger Organe aus der Medianebene bei ursprünglich bilateraler oder aus der Achse bei ursprünglich radiärer Anordnung.

Wir haben schon weiter oben im Kapitel über die Bilateral-symmetrie die sub 2 genannten Fälle berührt und dort ausgeführt, daß namentlich der Darmkanal in seinem mittleren Abschnitt häufig, ja fast immer asymmetrisch gelagert sei. Dort wurde ebenfalls erwähnt, daß auch noch andere Abschnitte desselben aus der Medianebene verdrängt werden können, so Teile des Vorderdarmes bei Mermithiden, bei einzelnen *Monohystera*-Arten usw.; aber auch die Endabschnitte des Mitteldarmes, namentlich durch seitliche Verlagerung des Ductus ejaculatorius usw.

Auch die vielfach asymmetrische Lagerung der Schwanzdrüsenzellen wurde dort bereits berührt. Hier ist nun der Ort, gerade diese letzteren Verhältnisse eingehender zu beleuchten. Bei vielen marinen freilebenden Nematoden finden wir die Schwanzdrüsenzellen aus dem Schwanzlumen nach vorn verlagert. Sie liegen dann zum Teil in beträchtlichen Abständen vor dem After meist seitlich vom Darmrohr. Die einzelnen Zellen sind in diesem Fall voneinander getrennt und zwar sowohl in axialer als in querer Richtung. Die Entfernung jeder der meist 3 Drüsenzellen vom After ist also eine sehr verschiedene. Vielfach liegen sie auch nicht auf derselben Seite des Darmes. Da ihre Zahl fast stets drei beträgt, so werden durch diese Verhältnisse mannigfach modifizierte Asymmetrien bewirkt (vgl. Fig. O u. P, S. 36 u. 37).

Liegen die 3 Zellen auf derselben Seite des Darmes, was auch vorkommt, z. B. bei *Phanoderma* (vgl. Fig. O), so liegt der ganze Drüsenapparat asymmetrisch, da er ja auf der Gegenseite fehlt.

Liegen die 3 Zellen auf verschiedenen Seiten vom Darmrohr, so besitzt eben eine Seite immer 2 Zellen, die andere nur eine; auch hier resultiert also stets ein asymmetrisches Verhalten. Dann ist noch zu bedenken, daß die 3 Drüsenzellen oder, wenn es mehr sind, auch diese unter sich mindestens in der Größe, also quantitativ ungleich sind, wodurch natürlich auch bei gleichmäßiger numerischer Verteilung auf die beiden Antimeren (was bei 4 Drüsenzellen doch wohl möglich wäre) streng genommen stets Asymmetrie resultieren muß. Denn nie findet eine Nebeneinanderlagerung der Drüsenzellen auf gleicher Höhe statt; alle einigermaßen voluminösen Organe werden eben am Nematodenkörper immer hintereinander angeordnet, auch wenn sie ursprünglich nebeneinander gelegen haben wüßen. So sind eben auch die Schwanzdrüsenzellen quantitativ ungleichwertig, und es muß auch bei sonst zahlenmäßig gleicher Verteilung auf die beiden Antimeren des Körpers Asymmetrie herauskommen.

Nun ist ja freilich die Verlagerung der Schwanzdrüsenzellen nach vorn eine Erscheinung, die lange nicht allen solche Drüsen besitzenden Nematoden zukommt. Meistens liegen sie ja, wie ebenfalls bereits im Kapitel über Bilateralsymmetrie ausgeführt wurde, im eigentlichen Schwanzlumen und im Raume dorsal vom Rectum; aber auch dann sind sie bei noch so schöner serialer Anordnung genau genommen meist etwas asymmetrisch gelagert, da ja die Ausführungskanäle nicht in der Medianebene übereinander liegen.

Die Anordnung des Schwanzdrüsenkomplexes drängt die Frage nach der Art und Weise ihres Entstehens auf. Wir haben diese Frage bereits weiter oben kurz berührt und wollen nun hier darauf zurückkommen. Die Dreizahl der Drüsen müssen wir bei den wenigen Ausnahmen, die es davon gibt, als typisch und wohl auch als ursprünglich ansehen.

Dann aber kann die seriale Anordnung nicht die primitive, ursprüngliche gewesen sein; denn wir können nicht annehmen, daß eine Neubildung asymmetrisch entsteht. Es scheint mir im Gegenteil sehr wahrscheinlich zu sein, daß die 3 Schwanzdrüsenzellen ursprünglich ebenfalls symmetrisch angeordnet waren und zwar so, daß 2 Zellen nebeneinander lagen, die mittlere aber entweder nach vorn oder nach hinten von diesen verlagert wurde. Die Hintereinanderlagerung der Zellen, wie sie heute vorliegt, ist eine sekundäre Erscheinung; sie ist auf die gleichen Ursachen und den gleichen Vorgang zurückzuführen wie die seriale Verlagerung der Gonaden.

Sehr schön läßt sich am Nematodenkörper die allmähliche Herausbildung der Asymmetrie an einigen ursprünglich ausschließlich paarigen und der Bilateralsymmetrie vollkommen sich einordnenden Organe verfolgen. Es betrifft dies das sog. Excretionssystem und die männlichen und die weiblichen Gonaden.

Nehmen wir zunächst das Excretionssystem. Als solches bezeichne ich nach der bisher geltenden Ansicht das Seitenkanalsystem und den Ventraldrüsenapparat. Auf die Frage, ob diese Organe wirklich noch excretorisch sind, wollen wir hier nicht eintreten. Ich werde auf diese Dinge an anderer Stelle zurückkommen. Ich werde zeigen, daß wir in den sog. Seitenkanälen und der Ventraldrüse der Nematoden ein in Rückbildung begriffenes Organsystem vor uns haben. Sicher sind eine Anzahl Ausbildungsstufen desselben nicht mehr funktionsfähig, excernieren also nicht mehr. Trotzdem ist wohl die Bezeichnung als Excretionssystem noch zulässig. Soviel heute ersichtlich ist, hat es keine andere Funktion übernommen. Es ist dies von einem schwindenden Organ auch leicht zu verstehen, aber keine Notwendigkeit.

Hier interessieren uns vor allem die Symmetrieverhältnisse dieses Organsystems.

Als die ursprünglichste Form des Excretionssystems müssen wir das H- oder X-förmige Seitenkanal- oder Seitengefäßsystem bezeichnen, wie wir es z. B. bei einigen *Oxyuris*-Arten (vgl. Fig. G, S. 10), *Ancylostoma duodenale* usw. vorfinden. Lage, Form und Verlauf eines solchen Systems sind am besten aus der schematischen Fig. G¹ zu ersehen. Vom Porus geht ein kurzer unpaarer Kanal einwärts; er teilt sich bald in zwei Äste, von denen der eine nach der linken, der andere nach der rechten Seite zu den Seitenwülsten führt und sich je in einen nach vorn und einen nach hinten laufenden Längskanal verzweigt. In dieser Ausbildung ist das Kanalsystem durchaus symmetrisch und fügt sich gut der bilateralen Grundform ein.

An diese primitivste Form des Seitenkanalsystems schließen sich nun eine Anzahl anderer Ausbildungsformen an, die im einzelnen durch Übergänge verbunden sind. Eine eingehendere vergleichende Untersuchung wird die Zahl dieser Schritte zwischen den einzelnen weiter unten festgehaltenen Stadien verkleinern, die Übergänge also allmählicher gestalten.

Auf das H-förmige Stadium folgt als nächste, wichtigste Stufe diejenige, die in Schema Fig. J¹ festgehalten ist. Die nach vorn laufenden Seitenkanäle sind obliteriert, nur die beiden caudad

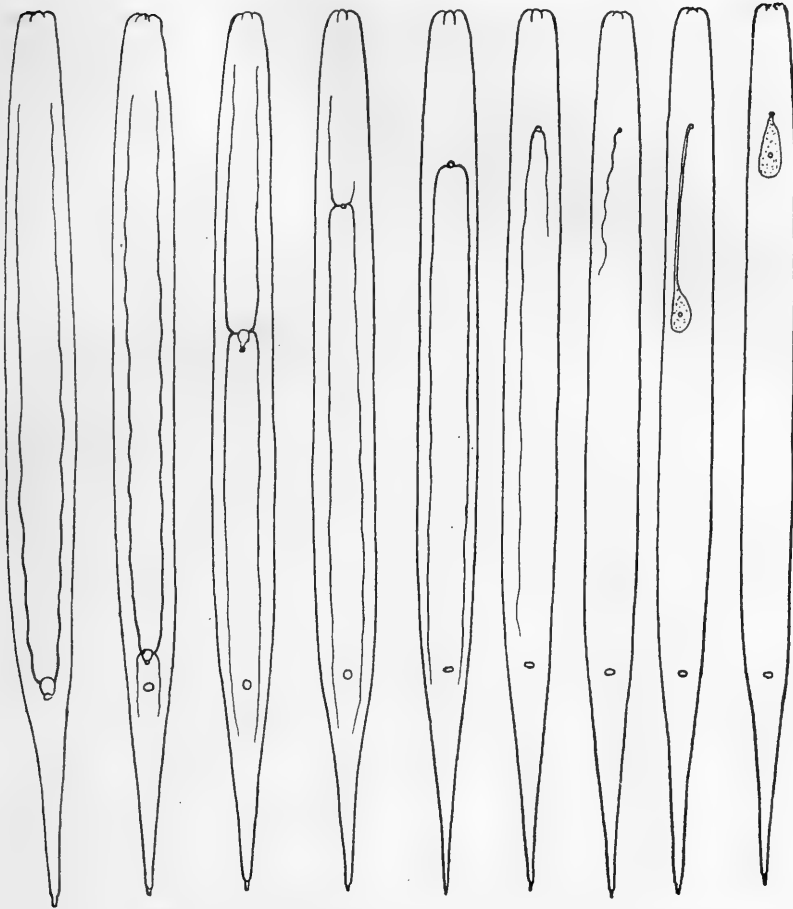


Fig. E¹. Fig. F¹. Fig. G¹. Fig. H¹. Fig. J¹. Fig. K¹. Fig. L¹. Fig. M¹. Fig. N¹.

Fig. E¹—N¹. Schemata der Lagerung, des Baues, der Umbildung und der Rückbildung des sogenannten Excretionssystems der Nematoden.

Fig. E¹. Hypothetische Ausgangsform. Die Excretionskanäle sind paarig und münden mit dem After zusammen oder doch in dessen Nähe.

Fig. F¹. Hypothetische Übergangsform zwischen E¹ u. G¹. Der Excretionsporus liegt bereits vor dem After; es haben sich schon hintere Kanäle gebildet.

Fig. G¹. Schema des H- oder X-förmigen Seitenkanalsystems.

Fig. H¹. Anschließende Rückbildungsstufe; der vordere rechte Kanal ist fast völlig zurückgebildet.

Fig. J¹. Schema des Ω -förmigen Seitenkanalsystems; die beiden vorderen Kanäle sind verschwunden.

Fig. K¹. Der rechte hintere Kanal beginnt zu schwinden.

Fig. L¹. Es ist nur mehr ein linksseitig verlaufender Seitenkanal vorhanden.

Fig. M¹. Das Seitenkanalsystem ist auf embryonalem Stadium stehen geblieben (links seitlich liegende Ventraldrüse!).

Fig. N¹. Weiteres Rückbildungsstadium; die Zelle wird noch angelegt, bildet aber nicht einmal mehr einen Kanal. (Original.)

führenden sind noch vorhanden. Sie vereinigen sich am Vorderkörper in der Ventro-Medianlinie miteinander und münden im gemeinsamen Porus nach außen. Dieses Stadium der Ausbildung des Seitenkanalsystems finden wir z. B. bei *Ascaris*-Arten, *Sclerostomum*-Arten, *Cylichnostomum*-Arten usw.

Das Stadium ist mit dem H-förmigen durch Übergangsformen verbunden, deren Zahl unsere fortschreitende Kenntnis vermutlich noch vermehren wird. So sollen z. B. einzelne Rhabditiden solche Zwischenstufen aufweisen (vgl. Fig. H¹).

Durch ungleiche Entwicklung der vorderen Seitenkanäle scheint da ebenfalls öfters Asymmetrie vorzukommen, die aber beim völligen Obliterieren der vorderen Kanäle wieder durch typische Bilateralsymmetrie ersetzt wird.

Die in Schema Fig. J¹ festgehaltene Ausbildungsform des Seitenkanalsystems wird nun weiter vereinfacht dadurch, daß sich der rechte hintere Kanal allmählich zurückbildet und schließlich ganz obliteriert. In diesen Fällen haben wir stets ein asymmetrisches Verhalten. Für die einzelnen Stadien der Rückbildung sind uns in den heute lebenden Nematoden zahlreiche Beispiele gegeben (vgl. Fig. K¹).

Dieser Rückbildungsprozeß führt nun zu einem Stadium, das in Schema Fig. L¹ festgehalten ist. Wir haben dann nur mehr einen linken Seitenkanal, der an seinem Vorderende ventromedialwärts einbiegt und in Porus nach außen mündet. Auch diese Ausbildungsstufe ist natürlich asymmetrisch. Verfolgen wir den Weg, wie er hier für die Umformung der als Seitenkanal- oder Seitengefäßsystem bezeichneten Bildungen festgelegt wurde, so läßt sich wieder als Ausgangspunkt Bilateralsymmetrie festhalten.

Man könnte nun hier einwerfen wollen, daß die Annahme, das H-förmige Seitenkanalsystem sei der ursprünglichste, primitivste Typus, rein willkürlich sei. Doch ist dem nicht so. Zunächst verhalten sich diejenigen Formen, denen dieses Seitenkanalsystem zukommt, auch in den übrigen Organsystemen und -Apparaten am primitivsten. Weiter wollen wir auch hier geltend machen, daß die symmetrische Ausbildung eines Organs doch eher als primär bezeichnet werden darf als die asymmetrische. Nehmen wir ferner die H-förmige Ausbildungsstufe als die jüngste an, so ist nicht gut einzusehen, daß aus einem Seitenkanalsystem, wie es in so unvollkommener Art der unpaare linke Kanal mancher Formen darstellt, das immerhin doch wohl entwickelte System bei *Oxyuris* usw. ent-

standen sein sollte, vor allem auch dann noch, wenn es sich um funktionell untätige Organe handelt. BRAUN bemerkt übrigens (BRAUN, Die tierischen Parasiten der Menschen, 5. Aufl., p. 289) ebenfalls folgendes: „Wahrscheinlich ist dieser H-förmige Typus des Excretionssystems der ursprüngliche“.

Wir haben im Vorangehenden gesehen, daß das Seitengefäßsystem sich allmählich zurückbildete und schließlich bei einer Anzahl Formen nur mehr als kurzes Kanälchen von ganz rudimentärem Charakter erhalten blieb.

Zahlreiche, vielleicht sogar die Mehrzahl der Nematoden besitzen aber gar kein Seitengefäßsystem mehr. An der Stelle, wo dieses sich fand und mündete, treffen wir dann vielfach eine Bildung, die als Ventraldrüse bezeichnet wurde. Diese Drüse wurde als dem Seitengefäßsystem homolog angesehen. Unzweifelhaft besitzt sie Beziehungen zum Seitengefäßsystem; das geht schon aus ihrer Lage hervor; denn sie öffnet sich an derselben Stelle, wo der Porus der Seitenkanäle mündet und ist vielfach auch links seitlich nach dem Seitenfelde verschoben. Oft ist die eigentliche Drüsenzelle weit nach hinten verlagert (vgl. Fig. M¹, S. 65 u. O¹, S. 70); in diesem Falle besitzt der Ausführungskanal große Ähnlichkeit mit einem Seitenkanal. Weiter mag für die unzweifelhaft nahen gegenseitigen Beziehungen auch der Umstand sprechen, daß die beiden Bildungen nie nebeneinander vorkommen. Nie trifft man einen Ventraldrüsenapparat zugleich mit einem Seitengefäßsystem. Als letzter und schwerwiegendster Punkt sei erwähnt, daß in der Ontogenese das Seitengefäßsystem aus einer Zelle hervorgeht, die in Lagerung, Bau und Aussehen einer Ventraldrüse völlig gleicht. So kann man nicht umhin, die beiden Bildungen in Zusammenhang zu bringen. Darin hatten die älteren Autoren gewiß recht; sie gingen aber nicht weit genug; denn sie glaubten, die Ventraldrüse sei eine Hautdrüse, die excretorische Funktion übernommen hätte und so gleichsam vikariierend für das Seitengefäßsystem eingetreten sei. Wie ich in einer anderen Arbeit ausführen werde, ist aber der sog. Ventraldrüsenapparat anders aufzufassen. Er ist nämlich nichts anderes als das auf embryonaler Ausbildungsstufe stehen gebliebene Seitengefäßsystem. Wir brauchen nur die Ontogenese dieses letzteren bei Formen, wo es noch gut entwickelt ist, also etwa den Oxyuriden, zu vergleichen mit typischen Ventraldrüsen, so wird man sich dieser Einsicht nicht verschließen können. Wir sehen also in der Ventraldrüse ein weiteres Rückbildungsstadium des Seitengefäßsystems. In

diesem Zusammenhange ist es dann auch leicht zu verstehen, warum manchen Nematoden sowohl ein Seitengefäßsystem als auch ein Ventraldrüsenapparat fehlt. Dann wird auch verständlich, warum alle experimentellen Versuche zum Nachweis tätiger Excretion für beide Bildungen negative Resultate ergaben (RAUTHER, STEFANSKY).

Dies mag genügen, um unsere Auffassung des sog. Excretions-systems der Nematoden zu kennzeichnen. Für weiteres muß ich auf jene spätere Arbeit verweisen. Was hier ausgeführt wurde, wird genügen, um die merkwürdigen Symmetrieverhältnisse gerade dieses Organsystems auch dem Verständnis näher zu bringen. Denn da das Organ durchaus nicht voluminös ist, wenigstens was die Seitenkanäle betrifft, so können wir für die kausale Erklärung seiner Asymmetrie nicht den üblichen Raummangel herbeiziehen.

Da der innere Zusammenhang zwischen Ventraldrüsenapparat und Seitengefäßsystem in der oben dargelegten Weise uns zeigt, daß es sich dabei um verschiedene Erscheinungs- oder Ausbildungs- resp. Rückbildungsformen ein und desselben Organapparats handelt, so sind nun hier auch noch die Symmetrieverhältnisse des Ventraldrüsenapparats zu behandeln.

Er besteht meist nur aus einer einzigen Zelle, die ventrad vom Hinterende des Vorderdarmes, der Cardia oder des vordersten Abschnittes des Mitteldarmes liegt. In diesem Falle haben wir also stets ein bilateralsymmetrisches Verhalten. Namentlich bei Vertretern der Genera *Chromadora*, *Spilophora* (vgl. Fig. 16, Taf. 3), aber auch anderen ist nun öfters zu beobachten, daß der Ventraldrüsenapparat aus mehreren Zellen besteht. Neben einer größeren Hauptzelle sind noch bis 3 kleinere Zellen beobachtet worden. Es ist allerdings noch nicht mit Sicherheit erwiesen, daß diese Nebenzellen mit der bestimmt als Ventraldrüsenzelle zu deutenden Hauptzelle im Zusammenhang stehen. Aber Lage und Anordnung machen dies mindestens sehr wahrscheinlich. In diesen Fällen konnte ich ebenfalls schon feststellen, daß nicht immer eine genau symmetrische Lagerung vorkommt, indem eine oder mehrere der Zellen aus der Medianebene hinaus verlagert sind.

Recht auffällig wird aber die Asymmetrie durch die Verlagerung der Ventraldrüse auf die linke Seite des Darmrohres; es ist dies eine Erscheinung, die relativ recht häufig vorkommt. Von der Drüse führt dann der Ausführungskanal oft auf lange Strecken ebenfalls links vom Darmrohr liegend nach vorn zum stets ventromedianen Porus.

Die eigentliche Drüse kann oft, wie z. B. bei dem in Fig. O¹, S. 70 dargestellten *Oncholaimus aegypticus* weit caudad verlagert sein, also beträchtlich hinter der Cardia liegen. Dann wird die Asymmetrie natürlich noch bedeutend auffälliger. Ja, die Drüse kann mit einzelnen Lappen auf die Dorsalseite übergreifen (z. B. bei *Enoplus*-Arten). Der Hauptteil der Drüsenzelle liegt aber auch dann immer links seitlich; ja das Darmrohr kann sogar dorsal und ventral von Lappen derartig großer Zellen umlagert sein. Ganz beträchtliche Asymmetrien sind dann stets die Folge derartiger Lagerungen.

Für die Auffassung des Ventraldrüsenapparats als embryonale Ausbildungsstufe des Seitenkanalsystems scheint mir die stete linksseitige Lagerung des Apparats zu sprechen, falls er asymmetrisch liegt. Ein Drüsenapparat, wie ihn die Fig. 15, Taf. 3 darstellt, schließt doch eng an den von uns als letzte Rückbildungsstufe (Fig. N¹, S. 65) bezeichneten linksseitigen Verlauf des Seitenkanalsystems vieler Formen an. Das mag hier zur Ergänzung noch beigelegt werden.

Im Kapitel über die Bilateralsymmetrie haben wir hervorgehoben, daß es vorteilhafter sei, auch die Symmetrieverhältnisse der Gonaden und ihrer Ausfuhrwege als einheitliches Problem zu behandeln und nicht je nach der Zugehörigkeit zur Bilateralität oder Asymmetrie auseinander zu reißen. Da Asymmetrie dem ganzen Organsystem den Stempel aufdrückt, sollen nun hier diese Verhältnisse im Zusammenhang geschildert werden. Es ist heute recht schwierig, die namentlich beim Weibchen so mannigfachen verschiedenartigen Lageverhältnisse der Gonaden und damit der Geschlechtsorgane überhaupt in genetischen Zusammenhang zu bringen.

Wir wollen nun zunächst einen Überblick der beim Weibchen vorkommenden Lageverhältnisse der Geschlechtsorgane zu gewinnen suchen.

Wie bereits weiter oben ausgeführt wurde, kann die weibliche Geschlechtsöffnung jede nur denkbare Lage vom After entlang der ventralen Medianlinie bis zum Mund einnehmen.¹⁾ Doch ist bei freilebenden Formen ihre Lage in der Gegend der Körpermitte ganz überwiegend. Ob nun die Anordnung der Geschlechtsdrüsen und

1) Als Beispiele seien erwähnt:

a) Formen mit dicht vor dem After liegender Vulva:

Pseudalius inflexus

mehrere *Strongylus*-Arten usw.

b) Formen mit dicht beim Munde liegender Vulva:

Filaria quadrispina usw.

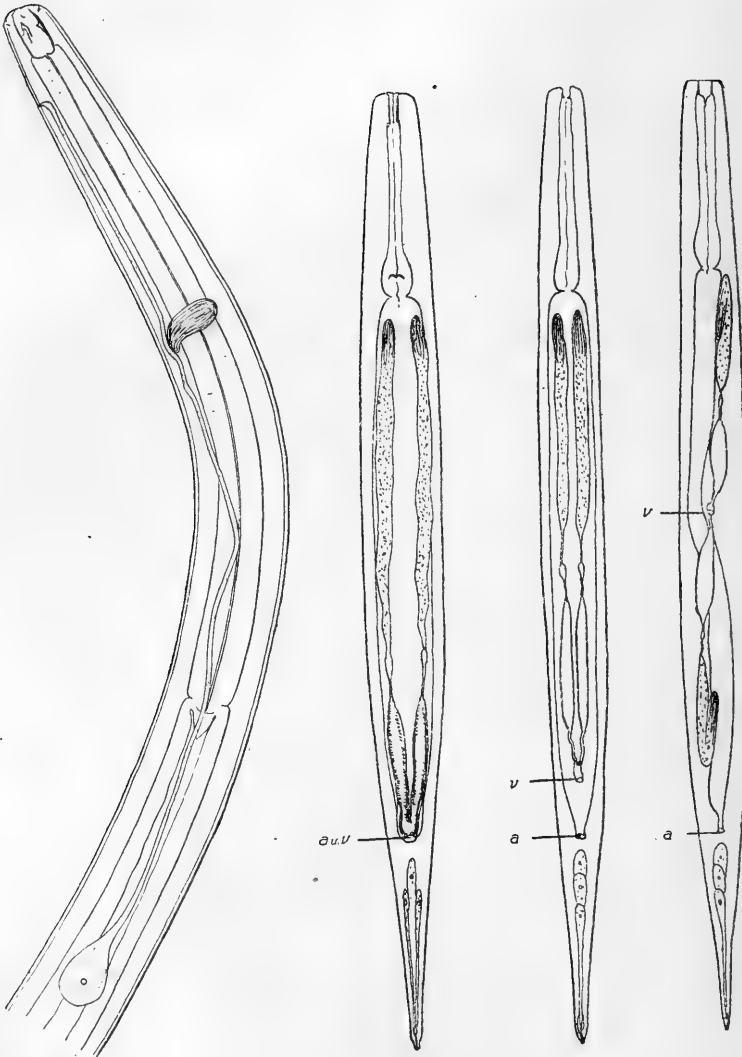


Fig. O¹.

Fig. P¹.

Fig. Q¹.

Fig. R¹.

Fig. O¹. Lage der Ventraldrüse des *Oncholaimus aegypticus* STEINER und Verlauf des Ausführungskanals. Man beachte, daß die Zelle noch lateral liegt und auch ein Teil des Ausführungskanals. (Original.)

Fig. P¹—V¹. Schemata der Anordnung und des Baues der weiblichen Gonaden am Nematodenkörper.

Fig. P¹. Hypothetische Ausgangsform; die Vulva mündet noch mit dem After zusammen.

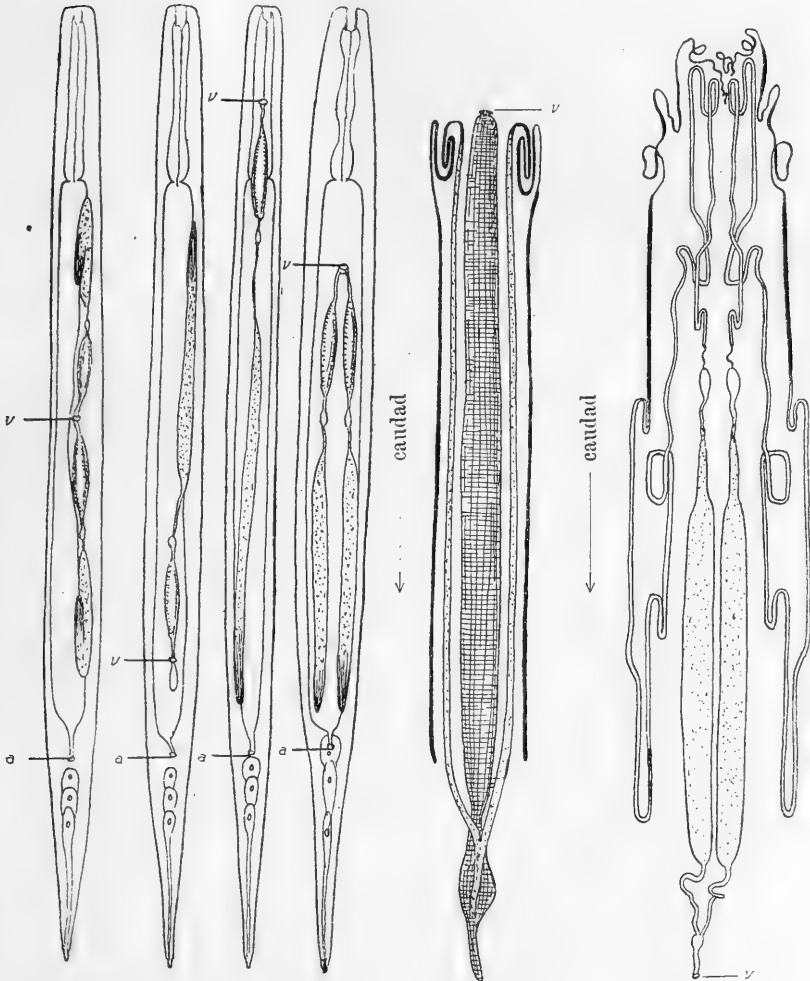


Fig. S¹. Fig. T¹. Fig. U¹. Fig. V¹.

Fig. W¹.

Fig. X¹.

Fig. Q¹. Die Vulva liegt nur wenig vor dem After; Uteri und Ovarien sind paarig und nach vorn ausgestreckt.

Fig. R¹. Die Vulva liegt ungefähr in der Körpermitte; Gonaden und Gonoducte sind paarig, aber nach entgegengesetzten Seiten ausgestreckt, der vordere Ast liegt links, der hintere rechts vom Darm.

Fig. S¹. Dieselbe Anordnung, nur liegen beide Äste links vom Darm, also ausgesprochen asymmetrisch.

Fig. T¹. Die Vulva ist wieder nach hinten verlagert, indem der hintere Gonadenast rudimentär wurde.

Fig. U¹. Die Vulva ist nach vorn verlagert, indem der vordere Gonadenast sich zurückbildete.

Fig. V¹. Die Vulva liegt vor der Mitté, und die beiden, also paarigen Gonadenäste strecken sich nach hinten aus. Wie diese Lagerung, d. h. von welchem Punkte ausgehend, zustande kam, ob aus Verhältnissen wie in Schema Q¹ oder in Schema R¹, ist noch nicht abgeklärt. (Original.)

Fig. W¹. Der weibliche Geschlechtsapparat der *Oxyuris curvula* RUD. Der Uterus ist unpaar, die Gonaden paarig; die Vulva liegt vor der Körpermitte. (Nach MARTINI.)

Fig. X¹. Der weibliche Geschlechtsapparat des *Zoniolaimus brevicaudatus* COBB. Die Vulva liegt etwas vor dem After, und die paarigen Gonoducte und Gonaden strecken sich nach vorn aus, sind allerdings auch zurückgewunden. (Abgeändert nach COBB.)

ihrer Ausführungsgänge das primär bedingende für die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung ist oder ob in letzterer das Primäre und Ausschlaggebende für die Lagerung der Gonaden zu suchen ist wage ich nicht zu entscheiden. Doch halte ich die erste Möglichkeit für weitaus wahrscheinlicher. Je nach der Lage der Vulva in der Körpermitte oder weiter vorn oder weiter hinten sind folgende Möglichkeiten für die Anordnung der Gonaden gegeben und auch vertreten.

A. Die Vulva liegt in der Gegend der Körpermitte; dann sind die Gonaden und ihre Ausführungswege wie folgt gelagert:

1. Die paarigen Gonadenäste dehnen sich nach entgegengesetzten Seiten aus, der eine nach vorn, der andere nach hinten, liegen aber beide auf ein und derselben Seite des Darmrohres. Beispiele: *Dorylaimus*-Arten, *Plectus*-Arten usw. (vgl. Fig. S¹).

In diesem Falle haben wir stets ausgeprägte Asymmetrie; nicht nur die Gonadenäste liegen asymmetrisch, sondern auch der entsprechende Abschnitt des Mitteldarmes, der durch jene aus der Medianebene verdrängt wird.

2. Die paarigen Gonadenäste strecken sich ebenfalls nach entgegengesetzten Seiten, d. h. nach vorn und hinten aus; der vordere Ast liegt aber links vom Darmrohr und der hintere rechts, oder der vordere liegt rechts und der hintere links (vgl. Fig. R¹). Das Darmrohr beschreibt also eine Windung zwischen den beiden Gonadenästen hindurch und gleitet von der einen Körperseite auf die andere. Beispiele: *Rhabditis*-Arten usw.

Auf diese Art und Weise kommt wieder eine gewisse Bilateral-symmetrie zustande, wenigstens insofern wir die beiden Organsysteme, die an diesen Lageverhältnissen beteiligt sind, als Ganzes nehmen. Doch sind auch dann die Fälle solcher Bilateralität relativ selten; denn die beiden Gonadenäste sind vielfach ungleich lang. Daraus

resultiert dann wieder eine gewisse Asymmetrie für beide beteiligten Organsysteme.

Weiter werden die in Abschnitt 1 und 2 aufgeführten Lageverhältnisse meist dadurch kompliziert, daß die Ovarien nicht gerade ausgestreckt, sondern nach der Vulva hin zurückgeschlagen sind. Die zurückgeschlagenen Abschnitte sind zudem auch meist ungleich lang. Dadurch werden wieder zahlreiche geringere oder größere Asymmetrien bedingt.

B. Die Vulva ist orad verschoben, also dem Munde mehr oder weniger genähert. Dieser namentlich bei Parasiten relativ häufige Fall ruft folgende Anordnungsmodifikationen der weiblichen Gonaden und Ausführwege hervor.

1. Die Geschlechtsorgane sind paarig, gleich ausgebildet und strecken sich nach hinten aus (vgl. Fig. V¹ auf obigem Schema und Fig. W¹). In diesem Falle kann bilateral-symmetrische Lagerung vorkommen, aber auch asymmetrische, indem die beiden Gonadenäste auf die Körperseiten ungleich verteilt sind und das Darmrohr auf die eine oder andere Seite verschoben wird.
2. Die Geschlechtsorgane sind paarig, aber ungleich ausgebildet. Asymmetrie des Organsystems und der Lagerung ist dann stets festzustellen; mit der steigenden Rückbildung des einen Gonadenastes wird diese Asymmetrie ebenfalls gesteigert.
3. Die Geschlechtsorgane sind unpaarig, d. h. es ist nur ein Gonadenast ausgebildet. Auch in diesem Falle haben wir stets asymmetrische Lagerung (vgl. Fig. U¹).
- C. Die Vulva ist caudad verschoben, also dem After mehr oder weniger genähert (vgl. Fig. Q¹, X¹ u. T¹). Dann lassen sich die oben bei B unter 1, 2 und 3 unterschiedenen Fälle auch hier feststellen; wir haben dann im einzelnen ähnliche Lagerungsverhältnisse wie dort.

Aus dem Vorangehenden ergibt sich, daß die weiblichen Gonaden und ihre Ausführungswege sehr häufig, ich glaube sogar in der Mehrzahl der Fälle direkt asymmetrisch gelagert sind; sie bewirken dann ebenfalls manche Asymmetrien in der Lagerung des Darmrohres. Sehr oft sind zudem die paarigen Genitaläste ungleich entwickelt und folglich auch asymmetrisch gebildet.

Es handelt sich nun darum, festzustellen, welcher Anordnungs-

typus der ursprüngliche war. Bevor wir dies entscheiden, seien nochmals folgende Punkte hervorgehoben.

1. Die Lage der weiblichen Geschlechtsöffnung ist außerordentlich variabel, namentlich im Vergleich zur absoluten Konstanz der männlichen. Wir sehen in diesem Moment einen Hinweis dafür, daß der heutige Zustand etwas Neuerworbenes, am Organismus noch nicht Fixiertes ist.¹⁾
2. In der Lage der männlichen Geschlechtsöffnung scheint uns mit Sicherheit etwas Altübernommenes, etwas Ursprüngliches zu liegen; das wird doch durch die absolute Konstanz derselben erwiesen. Es legt uns dies die Annahme nahe, auch die weibliche Geschlechtsöffnung müsse bei den Ahnen unserer Nematoden eine Lage besessen haben, die mit derjenigen des Männchens von heute wenn nicht identisch, so doch ähnlich war. Die Ahnen unserer Tiere müssen in einer zurückliegenden Zeit sowohl im Männchen als im Weibchen eine ähnliche, ja dieselbe Anordnung der Gonaden und ihrer Ausfuhrwege besessen haben. Die Vulva unserer Nematoden muß also bei den Ahnen ebenfalls mit dem After zusammen oder doch in seiner Nähe sich geöffnet haben. Es sind dies Ideen, die schon weiter vorn in anderem Zusammenhang geäußert wurden und nun hier ihre weitere Bestätigung finden.
3. Auch die Lage und Anordnung der weiblichen Gonaden und ihrer Ausfuhrwege ist sehr variabel. Auch hier haben wir eine Mannigfaltigkeit, in der alle nur denkbaren Möglichkeiten realisiert sind.

Gerade die vielen damit verbundenen Asymmetrien der Ausbildung und der Lage erweisen aber mit aller Bestimmtheit, daß der heutige Zustand ein sekundärer ist. Ursprünglich waren diese Bildungen symmetrisch in Form und Lage.

1) BÜTSCHLI fand bei Kiel eine *Linhomoeus*-Art mit zwei dicht hintereinanderliegenden Vulven, die aber in einen gemeinsamen Uterus zu münden schienen. Er knüpft daran die Meinung, daß in einem früheren Zustande die weiblichen Geschlechtsorgane der Nematoden wahrscheinlich durch gesonderte Öffnungen nach außen mündeten. Mir scheint dieser auf einer Anomalie beruhende Schluß absolut unbegründet, umsomehr, als beide Vulven in ein und denselben Uterus führten. Ich sehe in der Erscheinung eine jener Doppelbildungen, wie sie ja öfters vorkommen. Eine etwa stammesgeschichtliche Bedeutung kommt ihr gewiß nicht zu.

4. Die primär bilateralsymmetrische Lage der Geschlechtsorgane in bezug auf den Körper in toto scheint mir auch durch den Verlauf der Ontogenese bestätigt zu sein. Nematodenlarven sind leider noch wenig untersucht worden; aus den Ergebnissen MARTIN's und aus unseren Beobachtungen scheint sich die im larvalen Stadium ventromedial vom Darmrohr liegende Genitalanlage konstant bilateralsymmetrischer Anordnung einzufügen. Ich verweise auf das bekannte Querschnittsschema MARTIN's.

Die Schlußfolgerung aus diesen Überlegungen kann nur so lauten: „Die Vulva muß bei den Nematoden nahren mit dem After zusammen oder doch in dessen Nähe sich geöffnet haben. Die weiblichen Gonaden und ihre Ausfuhrwege waren paarig und nach vorn ausgestreckt und fügten sich in Lage und Form strenger Bilateralsymmetrie.“

Wie sind nun diese Verhältnisse bei den männlichen Geschlechtsorganen? Bezüglich Ausbildung und Anordnung läßt sich ähnliches feststellen wie bei den weiblichen Gonaden und ihren Ausfuhrwegen. Immerhin sind die Verhältnisse da insofern modifiziert, als die Ausfuhrwege stets einfach, also unpaarig sind und die männliche Geschlechtsöffnung, wie bereits weiter oben ausgeführt wurde, immer mit dem After verbunden ist und infolgedessen eine relativ konstante Lage besitzt. Die männlichen Geschlechtsorgane dehnen sich also stets vom After nach vorn aus; nie konnte eine umgekehrte Lage beobachtet werden.

In bezug auf Zahl und Anordnung der männlichen Gonaden kommen folgende Fälle vor (vgl. Fig. Y¹—C²):

1. Die Gonaden sind paarig und beide nach vorn ausgestreckt. Ein Beispiel dieses Verhaltens liefert uns *Anticomma typica* COBB (Fig. A²). Die Gonaden liegen nicht nebeneinander, sondern hintereinander. Es ist diese in relativ seltener Fall. In betreff der Symmetrie handelt es sich, wie leicht ersichtlich ist, um ein asymmetrisch gebildetes Organ, das aber eine durchaus symmetrische Lagerung ventrad vom Darne haben kann.

In der Hintereinanderordnung der Hoden sehe ich hier unbedingt ein sekundäres Verhalten, das aus primärer Nebeneinanderlagerung hervorging. Ob derart gelagerte Hoden



Fig. Y¹—C². Schemata der Anordnung und des Baues der männlichen Gonaden und Gonoducte der Nematoden.

Fig. Y¹. Hypothetische Ausgangsform; Gonaden und Gonoducte sind noch getrennt.

Fig. Z¹. Nur mehr die Gonaden sind getrennt und strecken sich nach vorn aus.

Fig. A². Die paarigen Gonaden sind verschoben und hintereinander gelagert, aber beide nach vorn ausgestreckt.

Fig. B². Die Gonaden sind paarig, aber nicht mehr nebeneinander gelagert; die eine ist caudad zurückgeschlagen.

Fig. C². Es ist nur mehr eine unpaarige, nach vorn ausgestreckte Gonade vorhanden. Dies ist der am häufigsten vorkommende Fall. (Original.)

(vgl. Fig. Z¹) unter den heute lebenden Nematoden noch vorkommen, ist mir nicht bekannt.

2. Die Gonaden sind paarig, aber nach entgegengesetzten

Seiten ausgestreckt (vgl. Fig. B²); der eine Hode geht nach vorn, der andere nach hinten; beide münden ungefähr in Körpermitte zusammen in die *Vesicula seminalis*. Auch in diesem bei freilebenden Formen noch recht verbreiteten Falle haben wir fast immer ein asymmetrisch gebildetes Organ vor uns, da die beiden Hoden selten gleich entwickelt sind. Die Anordnung ist zudem ebenfalls eine asymmetrische und die Lagerung in der Leibeshöhle desgleichen. Auch für diese Ausbildungsform dürften paarig nebeneinanderliegende und nach vorn ausgestreckte Hoden der Ausgangspunkt gewesen sein. Das Problem des sekundären Verschiebens in eine Hintereinanderordnung ist hier auf andere Art gelöst als in dem sub 1 genannten Falle. Die Art der Lösung ist dieselbe wie bei vielen weiblichen Gonaden, wo der eine Ast ebenfalls nach vorn, der andere nach hinten ausgestreckt ist.

3. Die männlichen Gonaden sind unpaarig ausgebildet; in diesem Falle streckt sich der Hoden stets nach vorn aus, doch kann das Ende auch zurückgeschlagen sein. Das Organ an sich darf als durchaus symmetrisch ausgebildet bezeichnet werden. Liegt der Hoden und auch sein Ausführungsweg in seiner ganzen Ausdehnung ventrad vom Darmrohr in der Medianebene, so ist auch die Lagerung im Körper eine bilateralsymmetrische. Doch kann auch bei dieser Ausbildungsart wohl in der Mehrzahl der Fälle asymmetrische Lagerung festgestellt werden. Entweder liegt dann der Hode allein oder der Ausführungsweg ganz oder zum Teil¹⁾ oder überhaupt der ganze Organapparat seitlich vom Darmrohr (vgl. Fig. C²).

Diese sub 3 geschilderte Ausbildungsform der männlichen Gonaden ist die relativ am häufigsten vorkommende. Dies war Ursache, daß ältere Autoren in ihr den ursprünglichen Zustand sahen. Heute fassen wir aber die Sache anders auf. Wir sehen gerade in der Unpaarigkeit der Gonade etwas Sekundäres. Es läßt sich dies, wie in meiner späteren Arbeit gezeigt werden soll, durch die Phylogenese jener Formen, die solche unpaarige Gonaden besitzen, leicht erweisen.

1) Als Beispiel erwähne ich *Monoposthia chinensis* STEINER, wo der hinterste Abschnitt des *Ductus ejaculatorius* sehr deutlich links-laterad vom Darmrohr, also asymmetrisch, liegt.

Unpaarige männliche Gonaden können übrigens aus den beiden sub 1 und 2 genannten Ausbildungsstufen hervorgegangen sein; ja ich halte es für ziemlich gewiß, daß aus beiden durch völlige Reduktion der caudad oder auch der orad liegenden Gonade der unpaarige Zustand hervorging. Nehmen wir paarig nebeneinandergelagerte Hoden als die primitive Stufe an, so kann auch aus diesem Stadium durch Schwund des einen Paarlings der unpaarige Zustand resultiert haben.

Jedenfalls steht heute so viel sicher fest, daß paarige nebeneinandergelagerte, also bilateralsymmetrisch angeordnete männliche Gonaden den Ahnen unserer Nematoden zukamen. Und dies wiederum läßt es zum mindesten als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß in einer weiter zurückliegenden Periode auch die männlichen Ausfuhrwege noch getrennt waren (vgl. Fig. Y² u. Z¹).

Sowohl die männlichen als die weiblichen Geschlechtsdrüsen und Ausfuhrwege waren bei den Ahnen der Nematoden paarig und gleich oder ähnlich angeordnet, d. h. so, daß die Geschlechtsöffnung mit dem After zusammen oder doch in dessen Nähe mündete und Gonoducte und Gonaden nach vorn sich ausstreckten.

Die primär-paarige Ausbildung der Geschlechtsorgane ist übrigens schon von anderen Autoren festgestellt worden, so von COBB,¹⁾ einem ganz ausgezeichneten Nematodenkenner; auch RAUTHER²⁾ scheint dies wenigstens für die Testikel und Ovarien bestimmt anzunehmen.

Für den Bauplan des Nematodenkörpers sind die Asymmetrien der männlichen und weiblichen Gonaden und Gonoducte, des sog. Excretionssystems und des Schwanzdrüsenapparats von viel ausschlaggebenderer Wichtigkeit als eine Anzahl von Asymmetrien, die nun hier anschließend behandelt werden sollen. Es handelt sich dabei meist nur um Erscheinungen, die auf einzelne Formen beschränkt sind und denen infolgedessen keine generelle Bedeutung zukommt.

So können die männlichen Copulationsorgane asymmetrisch ausgebildet sein, sei es, daß die Spicula ungleich ausgebildet sind (z. B. bei *Euchromadora vulgaris* BAST., bei *Trichoderma loxum* STEINER var. *heterophallum* STEINER, bei vielen *Oxyspirura*-Arten, bei den Genera *Ceratospira* SCHNEIDER, *Filaria* MÜLLER, *Physaloptera* usw.), oder das

1) 1898, p. 436.

2) 1909, p. 562.

eine Spiculum schwindet ganz, und das andere behält trotzdem seine ursprünglich rechts- oder linksseitige Lage bei.

Ein verhältnismäßig seltener Fall ist asymmetrische Bursabildung und auch asymmetrische Anordnung prä- und postanaler Papillen. So ist die Bursa z. B. bei einigen Vertretern des Genus *Gongylonema* (vgl. Fig. E²) dann auch bei *Haemonchus* usw. asymmetrisch.

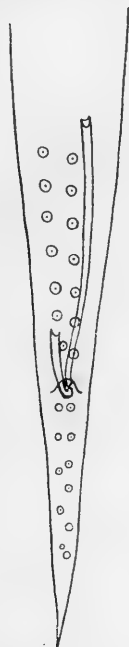
Fig. D².Fig. E².

Fig. D². Hinterende des Männchens der *Oxyspirura cephaloptera* (MOLIN). (Nach DRASCHE.) Man beachte die asymmetrische Ausbildung der prä- und postanalen Papillen und des Spicularapparats.

Fig. E². Hinterende des Männchens der *Gongylonema ingluricola* RANS. (Nach RANSOM.) Man beachte die asymmetrische Ausbildung der Bursa.

Oxyspirura cephaloptera (MOLIN) (vgl. Fig. D³) besitzt unsymmetrisch angeordnete Genitalpapillen, nämlich links 5—7 präanale und 3—4 postanale, rechts 4—5 präanale und 4 postanale. Dann ist auch die Bursa asymmetrisch durch ungleiche Ausbildung der beiden Flügel. Die Spicula sind ebenfalls ungleich lang und unsymmetrisch. Ähnliches läßt sich für zahlreiche andere Formen feststellen; in bezug auf die Genitalpapillen z. B. für viele Mermithiden usw.

Trichostrongylus calcaratus RANSOM besitzt asymmetrisch geordnete

Bursalrippen und asymmetrische Spicula, da sie ungleiche Form und Größe haben.

Eine ganz besondere Stellung nehmen vermutlich, wie oben bereits erwähnt, alle Vertreter des Genus *Bunonema* ein, insofern die Warzen und Stäbchenskulpturen, die ein Charakteristikum derselben bilden, nur eine der Körperseiten, meist die rechte bedecken. Auch die merkwürdigen Kopfanhänge, aus borsten-, kamm- und papillenartigen Gebilden bestehend, sind, wie COBB in meisterhafter Darstellung zeigt, ganz asymmetrisch ausgebildet. Da die Bedeutung weder der merkwürdigen Warzen noch der Kopfanhänge ganz sicher feststeht, läßt sich heute der Grund des asymmetrischen Verhaltens derselben noch nicht mit Sicherheit angeben. COBB macht es aber wahrscheinlich, daß es sich da um spezifische Anpassungserscheinungen an eine besondere Lebensweise handelt; ich vermute, die Warzen sind Kriechvorrichtungen; jedenfalls sind diese Asymmetrien etwas ganz Sekundäres und nichts Ursprüngliches.

Fälle von asymmetrischer Lagerung, hervorgehend aus primärer Radiärsymmetrie, liefert z. B. das Genus *Ichthyonema*, wo die ursprünglich 3strahlig angeordneten Schlunddrüsen durch ganzen oder teilweisen Schwund zweier derselben und Verlagerung der bleibenden durch Torsion ein asymmetrisches Endstadium liefern.

Die kausale Ergründung des Auftretens von Asymmetrien am Nematodenkörper.

Auch hier wollen wir nicht etwa eine kausale Erklärung der Asymmetrie organischer Formen überhaupt geben, sondern nur die das Auftreten von Asymmetrien am Nematodenkörper bewirkenden Faktoren zu erkennen suchen.

Für die Asymmetrien in der Ausbildung und der Lage der Geschlechtsorgane, namentlich der Gonaden und Gonoducte und des Schwanzdrüsenapparats, dürfen wir im wesentlichen die spezifische Gestalt des Nematodenkörpers verantwortlich machen. Die Organe, namentlich die voluminösen unter ihnen, mußten sich den durch die Gestalt bedingten räumlichen Verhältnissen fügen. Daher diese Umlagerungen aus einem Nebeneinander in ein Hintereinander und damit verbunden die zahlreichen Asymmetrien der Lage und der Ausbildung.

Etwas anders scheinen mir nun die Verhältnisse beim sog. Excretionssystem zu liegen. Hier kann nicht Raummangel die ver-

schiedenen Stufen von Asymmetrie bewirkt haben. Man könnte sagen, diese Asymmetrien seien im Wesen des Rückbildungsprozesses überhaupt begründet. Aber dann wäre doch auch nicht einzusehen, warum die einzelnen Rückbildungsstufen bei einem symmetrischen Ausgangszustand nicht auch symmetrisch ausfallen sollten. Nein, ich sehe die innere Ursache des, sagen wir, asymmetrischen Vollzugs dieser Organrückbildung, dieses Organschwundes darin, daß die linke Seite des Organs von Anfang gegenüber der rechten ein qualitatives und quantitatives Übergewicht hatte durch den Besitz des Kernes des ganzen einkernigen Organapparats. Darin liegt der Grund des früheren Schwindens des rechtsseitigen Abschnittes und das viel längere Persistieren des linksseitigen.

Welches nun weiter die Ursachenfaktoren für die andern im Copulationsapparat usw. vorhandenen Asymmetrien sind, entzieht sich heute noch unserer Kenntnis. Sie sind zudem für die hier untersuchten Probleme von geringerer Wichtigkeit, da sie nur spezielle Formen betreffen.

Bevor wir zu einer allgemeinen Diskussion der Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers übergehen, wollen wir noch kurz sehen, wie sie sich in der Ontogenese verhalten.

Die Symmetrieverhältnisse der Nematoden in der Ontogenese.

Schon die ersten Stadien der Nematodenontogenese besitzen eine typisch bilateral-symmetrische Struktur. Mit der Sonderung in die dorsale S_1 und die ventrale P_1 Zelle haben wir eigentlich schon im 2-Zellenstadium Bilateralität. Dieser Charakter erhält sich in der T- und Rhombenfigur des 4-Zellenstadiums, erfährt dann eine Steigerung durch die Teilung der Zellen A und B in die Zellen α , β und α , β und die Teilung der ventralen Zellen P_2 und $EMSt$ in $S_3 = C$, P_3 , E und MSt .

So zeigt das 8-Zellenstadium bereits typisch bilateralen Bau. Auch die nachfolgenden Furchungsstadien mit den uns durch die Cell-Lineage Forschung so gut bekannten Vorgängen zeigen immer Bilateralsymmetrie. Freilich bewirken bestimmte Zellverschiebungen und Verlagerung öfters vorübergehend Asymmetrie des ganzen Embryos oder einzelner Zellengruppen; aber es sind dies stets Vorgänge von kurzer Dauer, die in bestimmten Druck- und Kontaktwirkungen ihre Ursache haben. Wir dürfen diese Vorgänge hier deshalb ganz vernachlässigen. Bis zur Bildung gesonderter Organ-

anlagen darf der Embryo als typisch bilateral-symmetrisch gelten. Erst mit der Organbildung treten radiärsymmetrische Züge und Asymmetrie auf. Je älter der Embryo und dann die Larve wird und je mehr sie sich dem erwachsenen Stadium nähern, um so häufiger findet sich radiär-symmetrische oder gar asymmetrische Organanordnung. Gerade einzelne Asymmetrien treten erst in der letzten Phase der individuellen Entwicklung auf, wie z. B. die der Geschlechtsorgane oder die merkwürdigen Warzenbildungen bei *Bunonema*. Dabei wollen wir besonders festhalten, daß die Larven immer viel ausgeprägter bilateral-symmetrisch sind als die ausgewachsenen Tiere.

Für die stammesgeschichtliche Wertung der Symmetrieverhältnisse ist die primäre Bilateralität in der individuellen Entwicklung und erst das sekundäre Auftreten radiär-symmetrischer Züge von großer Bedeutung. Wird doch gerade dadurch unser Satz, daß die Ahnen der Nematoden ursprünglich ausgesprochene Bilateralitiere gewesen sind und daß die radiär-symmetrische Anordnung etwas sekundär Erworbenes sei, bekräftigt.

Form, normale Orientierung und Symmetrieverhältnisse in ihrer Beziehung zur Genese des Nematodenkörpers.

Die vorangehenden Abschnitte mögen zur Genüge gezeigt haben, wie kompliziert die Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers sind. Bestimmend für die spezifische Nematodenorganisation ist eben, daß sie charakteristische, typische Bilateralsymmetrie-Züge neben radiärsymmetrischen und asymmetrischen aufweist. Wenn wir die Nematoden als Bilateralia bezeichnen, so ist damit das Typische ihres Bauplanes nicht erschöpfend gekennzeichnet. Auch sind es eben nicht Radiärtiere, noch dürfen wir sie als völlig asymmetrisch bezeichnen. Die vorkommenden Radiär- und Asymmetrien sind dabei nicht auf einzelne Formen beschränkt, sondern in ihrer gemeinsamen Verbindung eine Allgemeineigenschaft der Gruppe. So gut wir die Bilateralsymmetrie als typisch bezeichnen können, können wir dies auch von der Radiärsymmetrie des Vorderendes tun, die bei fast sämtlichen Nematoden mit einer Konstanz wiederkehrt, daß sie nicht als zufällig bezeichnet werden kann. Ähnliches können wir von der Asymmetrie des Geschlechtsapparats, des Schwanzdrüsenapparats und mit einer gewissen Beschränkung von dem in Rückbildung begriffenen Excretionssystem sagen.

Diese Verbindung von mehreren Symmetrieverhältnissen in ein und derselben Organisation muß ihre ganz besonderen Ursachen haben. Gemeinhin zeigen ja sonst die tierischen Organismen ausgesprochen die Züge nur einer symmetrischen Grundform. Sie sind entweder Bilateralia, Radiärtiere oder völlig asymmetrisch. Unser Ziel ist nun zunächst, den ganzen Kausalkomplex, der zur Vereinigung dieser Verhältnisse an ein und demselben tierischen Körper führte, wenigstens so weit als möglich zu ergründen und damit die Erscheinung dem Verständnis näher zu bringen.

Denn nicht das Hineinprojizieren von geometrischen Achsenverhältnissen und Linien in den tierischen Körper erachten wir als das Ziel promorphologischer Studien, sondern das Erkennen und kausale Verknüpfen der gesetzmäßigen und ungesetzmäßigen Mannigfaltigkeit, welche die tierischen Formen uns in ihrer räumlichen und baulichen Erscheinung bieten.

Wir wissen ja heute, daß jeder Organismus etwas historisch Gewordenes ist. An der Realisierung einer gegebenen Organisation haben „beziehungskausale“ und „wirkungskausale“ Faktoren mitgewirkt. In der Art der Durchmischung verschiedener Symmetrieverhältnisse, wie sie uns in der typischen Nematodenorganisation vorliegt, ist uns ein Moment gegeben, das ermöglicht, jene Faktoren wenigstens zum Teil zu erkennen. Wir haben gesehen, daß Bilateral-symmetrie das Primäre war, daß die radiären Züge sekundär hinzukamen und daß die vorhandenen Asymmetrien ebenfalls sekundär oder vielleicht sogar tertiär sich ausgebildet haben. Eine Umordnung der Organe, wie sie der Übergang von einer symmetrischen Grundform in eine andere bedingt, kann nur durch einschneidende Änderungen in der Lebensweise in Fluß gekommen sein.

Vor allem scheint uns dabei in der sicher stehenden Tatsache der primär so ausgesprochenen Bilateralität des Nematodenkörpers und des erst sekundären Erwerbs so zahlreicher radiärer und asymmetrischer Züge ein äußerst wichtiges und brauchbares Moment zur Rekonstruktion der Genese der Nematodenorganisation gegeben zu sein. Weiter ist die Einsicht wichtig, daß mit sekundärer Umlagerung einer bilateralen Organisation in eine radiärsymmetrische, sessile, resp. halbsessile Lebensweise ursächlich zusammenhängt. Nun wurde aber festgestellt, daß für die überwiegende Mehrzahl der heute freilebenden Nematoden sessile, bez. halbsessile Lebensweise typisch ist und daß gerade diese Lebensweise auch etwas Ursprüngliches, den Primitiv-Nematoden Zukommendes sein

muß. Damit scheint uns genügend nahe gerückt zu sein, für das Auftreten der vielen radiärsymmetrischen Züge an der Nematodenorganisation gerade diese sessile bez. halbsessile Lebensweise verantwortlich zu machen. Ja, wollen wir nicht auf jede ursächliche Ergründung dieses Geschehens verzichten, so bleibt uns nur diese Annahme, diese Erklärung offen. Da weiter die radiären Züge erst infolge halbsessiler Lebensweise an dem ursprünglich typisch bilateralen Organismus auftraten, muß dieser ursprünglich eine andere Lebensweise geführt haben. Es kann aber keine kriechende gewesen sein, dagegen spricht die konstant drehrunde Form unserer Nematoden, die auch in der Ontogenese bereits früh, sehr früh zur Ausbildung kommt, weiter der am Hinterende dorsal entstehende Schwanzdrüsenapparat, der bei kriechender Lebensweise doch ventral hätte entstehen müssen, dann die ausgesprochene Längsordnung der Elemente des Hautmuskelschlauches und schließlich auch in der Bewegungsart der Hauptmasse der heute lebenden Nematoden, die ein durch Hin- und Herpendeln der Körperenden bedingtes Schwimmen ist. Kommt kletternde, kriechende oder wühlende Lebensweise bei heute lebenden Formen vor, so läßt sich stets erweisen, daß es sich um sekundäre Anpassungserscheinungen handelt.

Jene typisch bilateralsymmetrischen Ahnen müssen also eine freibewegliche, vermutlich sogar nach Art vieler Rotatorien frei im Wasser schwimmende, also pelagische Lebensweise geführt haben. Wahrscheinlich kam jenen Stammformen als Bewegungsorgan auch noch ein Wimperapparat zu, und ihr Mund lag noch ventral. Diese Tiere haben sich dann aber mehr und mehr an eine Lebensweise auf dem Grunde angepaßt; an ihrem Hinterende, das normalerweise der Unterlage aufruhete, ergaben sich Lagebeziehungen, in deren Folge Kleb- oder Fixationsdrüsen gerade da Bedeutung und Selektionswert erlangten. Dann kam die Umbildung des Vorderdarmrohres in ein Saugrohr mit ausgeprägt radiärer Muskelanordnung, während früher eine orale Wimperung und ein Klappenapparat am inneren Ende des Ösophagusrohres die Nahrung zuführten. Diesen Klappenapparat haben wir übrigens heute noch bei einer ganzen Anzahl von Arten und auch Genera, und zwar, das sei gleich bemerkt, nur bei solchen, die auch sonst eine primitive, von den heute lebenden Nematoden sogar die primitivste Organisation aufweisen. Die Umbildung des Vorderdarmrohres in einen mit radiärer Muskulatur ausgestatteten Saugapparat hat den letzten Rest von Wimperung zum Schwinden ge-

bracht. Zur Bewegung wurde die Wimperung vermutlich schon früher nicht mehr benutzt, da infolge Streckung des Körpers zu ausgeprägter Spindelform und Ausbildung einer kräftigen Körperlängsmuskulatur die bereits mehrfach erwähnte schwimmende Bewegungsart vorteilhafter war.

Die Verlagerung des Mundes nach vorn terminal erfolgte auch schon sehr früh, vermutlich bereits mit dem ersten Festsetzen des Hinterendes auf dem Grund.

Damit habe ich in kurzen Strichen die Genese der Nematoden, wie sie sich auf Grund der vorangehenden Betrachtungen über Form, normale Orientierung und Symmetrieverhältnisse des Körpers notwendigerweise ergeben muß, gezeichnet.

Es wird nun gelten, das hier nur umrissene Geschehen der Nematodengenese namentlich auch durch die Ergebnisse einer vergleichenden Betrachtung der einzelnen Organsysteme zu vertiefen. So weit es mir möglich ist, diese Verhältnisse zu überblicken und zu beurteilen, wird sich daraus nur eine weitgehende Bestätigung der hier geäußerten Ideen ergeben. Ja, ich könnte schon hier einzelne Tatsachen und Momente aus der Organogenese aufführen, die in geradezu eklatanter Weise das hier Geäußerte bestätigen. Jedenfalls habe ich bis jetzt nirgends widersprechende Verhältnisse feststellen können.

Verwandtschaftliches und Stammesgeschichtliches.

In ganz aphoristischer Art sollen hier nur einige Bemerkungen über Verwandtschaft und Stammesgeschichte der Nematoden angefügt werden.

Nachdem wir aus dem ganzen Fragenkomplex, der mit der Genese unserer Tiergruppe zusammenhängt, im wesentlichen nur 3 Teilprobleme, das der Form, das der normalen Orientierung und das der Symmetrieverhältnisse des Nematodenkörpers herausgelöst haben, wäre es ja übereilt, nun quasi schon zur Lösung des Gesamtproblems überzugehen.

Doch ermöglichen uns gerade die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung die im letzten Jahrzehnt aktuell gewordene Frage, ob die Nematoden primitive Vermalier oder degenerierte Abkömmlinge ursprünglich höher und reicher organisierter Wesen sind, zu entscheiden. Ich habe bereits eingangs zu dieser Arbeit ganz kurz auf die letztere Ansicht verwiesen und möchte nun hier darauf zurückkommen.

In den letzten zwei Dezennien machte sich nämlich die Auffassung geltend, die Nematoden seien nicht altertümliche, primitive Tiere, sondern in ihrer Organisation vereinfachte Deszendenten reicher veranlagter Ahnen. Man dachte vorzüglich an Arthropoden (Dipteren) und nahm an, die heute so stark vereinfachte Organisation sei durch langandauernden Parasitismus geschaffen worden. Tertiär seien dann allerdings eine Reihe Formen wieder freilebend geworden.

Dieser Anschauung huldigte vor allem die französische Schule, dann HUBRECHT in Utrecht und RAUTHER. Der letztere Forscher widmet dem Gegenstand sogar eine umfangreiche Abhandlung.

Geht man den Gründen nach, die zur Aufstellung dieser Abstammungshypothese geführt haben, so ist es durchwegs der folgende Gedankengang: die Nematoden sind heute in ihrer Hauptmasse Parasiten; die freilebenden sind nur eine verschwindend kleine und zudem so einfach gebaute Gruppe, daß nicht gedacht werden kann, die Parasiten seien aus ihnen hervorgegangen.

Dazu kam, daß die bisher übliche Zuordnung zu den Scoleciden nicht tiefer begründet war, daß man für dieselbe eigentlich keine gewichtigen Argumente geltend zu machen wußte und die Nematodenorganisation etwas so Spezifisches und Isoliertes schien, daß sie den übrigen Scolecidenorganisationen relativ fremd gegenüberstand.

Soviel mir bekannt ist, hat die erwähnte Abstammungshypothese bis jetzt in deutschen Lehr- und Handbüchern noch keinen Eingang gefunden. Aber die für die Nematoden herrschende Unsicherheit in bezug auf ihre systematische Stellung und ihre Verwandtschaftsverhältnisse kommt wohl am besten dadurch zum Ausdruck, daß jedes Lehr- und Handbuch seine eigene Ansicht vertritt.

Wie wir uns zukünftig zu jener Abstammungshypothese zu stellen haben, ist aus den Kapiteln dieser Abhandlung schon indirekt genügend deutlich geworden. Ohne auf eine Widerlegung einzelner Argumente RAUTHER'S¹⁾ einzutreten, sei doch schon hier erwähnt, daß die Hypothese überhaupt von falschen Voraussetzungen ausging. Wenn behauptet wird, die freilebenden Formen seien viel zu einförmig, um sie als archaische Stammformen betrachten zu können, wie es z. B. HUBRECHT tut, so ist eben diese Einförmigkeit ein

1) Es geschieht dies am besten bei der vergleichenden Darstellung der einzelnen Organsysteme; da RAUTHER die Begründung seiner Lehre hauptsächlich auf Argumente über einzelne Organe aufbaut und den Bauplan und namentlich die Symmetrieverhältnisse nicht näher berührt.

Phantom, das in unserer Unkenntnis der Tatsachen seine Ursache hatte. An Gestaltungsreichtum stehen die freilebenden Nematoden gewiß über den parasitischen. Ja die Argumentation HUBRECHT's ließe sich umkehren; man könnte heute fragen: wie ist es möglich, daß man auf den Gedanken kommen konnte, der geradezu ungeheure Gestaltungsreichtum der freilebenden Formen sei aus demjenigen der parasitischen hervorgegangen? Weiter muß es jener Theorie ebenfalls nicht bequem liegen, daß von diesen sekundär (!) freilebenden Formen sich einige ein zweites Mal zum Parasitismus zurückgewandt haben. Wir können heute schon für eine ganze Anzahl parasitischer Nematoden die Herkunft von freilebenden als sicher bezeichnen. (Mermithiden, *Myoryctes*, parasitierende *Tylenchus*-Arten, *Monohystera*-Arten, *Diplogaster*-Arten usw.) Diese Formen würden in der Phylogenese folgende biologischen Stadien durchlaufen haben.

Freilebende Urformen

1. Parasiten-Stadium.

2. Freilebendes Stadium.

2. Parasiten-Stadium.

Da wäre wohl von der noch vorhandenen Nematodenorganisation nicht mehr viel geblieben. Denn der Parasitismus wirkt doch stets vereinfachend auf eine gegebene Gesamtorganisation. Dann sei schon hier beigelegt, daß sämtliche parasitische Nematodengruppen von freilebenden herzuleiten sind. Dafür werde ich in einer späteren Arbeit die nötigen Beweise beibringen. Die Parasiten sind ja, wie bereits betont wurde, keine einheitliche Gruppe; von zahlreichen freilebenden Familien sind einzelne Gattungen, von zahlreichen freilebenden Gattungen nur einzelne Arten parasitisch geworden. Dann gibt es ganze Familien, die ausschließlich parasitisch leben. Im einzelnen Falle ist auch da fast durchgehends ein Anknüpfungspunkt bei freilebenden Formen zu finden, wie ich später zeigen werde.

Die neuere Hypothese RAUTHER's ist also zu gunsten der älteren, namentlich durch BÜTSCHLI, HAECKEL, HATSCHKE, ZELINKA u. A. vertretenen Anschauung, daß die Nematoden primitive Vermalier, primitive Scoleciden sind, zu verwerfen.

Wir werden in der Lage sein, später im Rahmen der angekündigten größeren Arbeit die hier nur in den Umrissen skizzierte Genese und systematische Stellung der Nematoden präziser zu

zeichnen und namentlich durch ein umfangreiches Belegmaterial zu erhärten.

Die Wissenschaft wird in bezug auf die Nematoden in den nächsten Jahren ganz umlernen müssen. Sie wird sich mit der Tatsache abfinden müssen, daß die freilebenden Nematoden nicht eine zu vernachlässigende, unbedeutende Tiergruppe sind, sondern im Naturhaushalt eine geradezu dominierende Rolle spielen und auch sonst morphologisch und physiologisch zu den interessantesten Wesen gehören. Ich bin der Überzeugung, daß diese Studien von ganz einschneidendem und entscheidendem Einfluß sein werden für unsere Auffassung der niedersten Vermalier überhaupt und im speziellen über das Verhältnis der Platoniden zu den sogenannten Askhelminthen und Trochophoratieren.

Leitsätze.

1. Am Nematodenkörper ist bilateralsymmetrische, radiärsymmetrische und asymmetrische Organanordnung in ein und derselben Organisation derart vereinigt, daß diese nicht ausgesprochen nur einer symmetrischen Grundform angehört, sondern bestimmende und typische Züge von allen erhält.

2. Die vorhandenen Radiärsymmetrien, namentlich des Vorderendes, sind sicher sekundär durch halbsessile Lebensweise erworben worden.

3. Das Fehlen eines der Bewegung dienenden Wimperapparats und anderer entsprechender Körperanhänge, verbunden mit der ausgesprochenen Längsordnung der Elemente des Hypodermis- und Muskelschlauches und der drehrunden Körperform, rufen einer ausgesprochenen Tendenz zu Längenwachstum. Diese Faktoren bewirken im wesentlichen das Ausbilden der spindel- bis fadenförmigen Körpergestalt.

4. Diese letztere fördert seriale Anordnung aller voluminösen Bildungen der Leibeshöhle, wie Gonaden und Drüsen. Bilateralsymmetrisch geordnete und ursprünglich paarig nebeneinanderliegende Organe werden vielfach im Sinne der Längsachse gegeneinander verschoben. Diese Umordnung und Umlagerung von Organen ruft manche Asymmetrien hervor.

5. Dieselben Ursachen bewirkten auch die Verlagerung der Vulva aus ihrer primären Lage am Hinterende des Körpers nach vorn und ihre heute so variable, unfixierte Stellung. Ursprünglich

mündete die Vulva wie heute noch die männliche Geschlechtsöffnung mit dem After zusammen oder doch in dessen Nähe.

6. Auch der sog. Excretionsporus muß sich ursprünglich weiter hinten am Körper geöffnet haben, als dies heute der Fall ist.

7. Der Schwanzdrüsenapparat war ursprünglich allen Nematoden eigen; wo er heute fehlt, ist er sekundär infolge Nichtgebrauchs verloren gegangen.

8. Den Primitiv-Nematoden kam ausschließlich halbsessile Lebensweise zu. Die Mehrzahl der heute freilebenden Nematoden hat diese Lebensweise beibehalten.

9. Die normale und ursprüngliche Orientierung des Nematodenkörpers im Raume ist die mit der Hauptachse senkrecht zur Unterlage.

10. Die sogenannte Bauchseite der Nematoden funktioniert im wesentlichen nur insofern als solche, als sie Copulationsseite ist.

11. Die Stammformen der Nematoden waren viel ausgesprochenere Bilateralitiere als ihre heutigen Deszendenten.

12. Trotz der stärkeren und reineren Bilateralität der Stammform kann sie weder kriechende, noch wühlende und parasitische, sondern nur eine freischwimmende Lebensweise geführt haben, da sie

1. drehrunde Gestalt besitzen mußte;
2. ihre heutigen Deszendenten im funktionellen Gebrauch der Bauchseite als Kriechseite absolut hilflos sind, auf einer Seitenfläche des Körpers liegen und die Bauchseite im wesentlichen nur als Copulationsseite benutzen;
3. der Schwanzdrüsenapparat dorsal am Hinterende entstand, schon den Primitiv-Nematoden als typisches Merkmal zukommen mußte und in seiner spezifischen Lage nur entstanden sein kann, wenn die Stammform die Körperhauptachse wie noch die große Mehrzahl der heute frei lebenden Nematoden in der Ruhe- und Normallage senkrecht zur Unterlage orientierte;
4. die typische Bewegungsart der Primitiv-Nematoden und der großen Mehrzahl ihrer heutigen Deszendenten ein Schwimmen durch Hin- und Herpendeln der Körperenden in der Medianebene ist.

Nachwort.

Während die vorliegende Arbeit bei der Schriftleitung dieser Zeitschrift lag, erschienen RAUTHER's „Mitteilungen zur Nematodenkunde“.¹⁾ Eine ganze Anzahl recht bedeutsamer Tatsachen auch für die allgemeine Auffassung des Nematodenkörpers werden da beigebracht. Leider konnten dieselben zu den vorangehenden Ausführungen nicht mehr beigezogen werden. Es soll dies später an anderer Stelle erfolgen.

Außerordentlich fesselnd sind RAUTHER's Darlegungen über die Orientierung des Körpers der Trichotracheliden, namentlich auch in bezug auf die Lage der Vulva, der männlichen Geschlechtsöffnung und des Afters, ferner seine Feststellungen über die Ordnung sowohl innerer Organe als auch des Hautmuskelschlauches und seiner Bildungen bei den behandelten *Trichocephalus*-, *Oxyuris*-Arten usw. Sie fügen sich den in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Anschauungen gut ein.

Ob nun aber der Bau der Gonaden systematisch und genetisch derart hochwertig ist, daß wir danach die Nematoden in zwei Gruppen sondern müssen, ist erst noch besser zu erhärten. Die Sonderstellung der Trichotracheliden steht natürlich für jeden Nematodenforscher fest, weniger darf dies schon von ihrer Verbindung mit den Eustrongyliden gelten. Da ich ein kleines diesbezügliches Material besitze, soll dasselbe demnächst zu eigener Belehrung verwertet werden. Hoffentlich gestattet es mir dann auch eine bestimmtere Stellungnahme. In diesem Zusammenhange wäre übrigens auch noch die Frage zu berühren, wie bei RAUTHER's

1) Diese Zeitschrift, Vol. 40, p. 441 ff., 1918.

„Telegonii“ die Formen mit Rhachis sich zu jenen ohne Rhachis verhalten. Haben wir nicht in den ersteren gewisse Anklänge an die Verhältnisse bei den „Hologonii“?

Natürlich können wir RAUTHER auch in der historischen bzw. stammesgeschichtlichen Auswertung seiner Befunde durchaus nicht folgen; unsere diesbezügliche Stellungnahme ist in den vorangehenden Abschnitten dieser Arbeit genügend gezeichnet worden, so daß es sich erübrigt, hier nochmals darauf zurückzukommen. Ich hoffe, in nicht allzuferner Zukunft an mehreren Stufenreihen der Ausbildung einzelner Organe und der Gesamtorganisation bei Nematoden zu zeigen, daß wir bezüglich des Werdeganges derselben innerhalb der Gruppe durchaus nicht mehr nur auf Vermutungen angewiesen sind. Einzelne Organe, Organapparate und Organsysteme am Nematodenkörper lassen in prächtiger Weise Ausbildungsreihen bzw. Stufenreihen erkennen, die durchaus parallel laufen und die die Leitlinien für das aufzustellende genetische System abgeben müssen. Zuerst gilt es aber noch eine ungeheure Mannigfaltigkeit von Formen zu benennen und zu beschreiben und in dieser Richtung langwierige und zeitraubende Vorarbeiten zu tun.

Literaturverzeichnis.

Das nachfolgende Verzeichnis enthält nur das Wichtigste. Viele Spezialuntersuchungen konnten hier nicht aufgenommen werden, um das Verzeichnis nicht übertrieben anwachsen zu lassen.

- BASTIAN, Ch., Monograph on the Anguillulidae, or Free Nematoides, marine, land and freshwater etc., in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 25, p. 73, 1866.
- , On the anatomy and physiology of the Nematoids, parasitic and free; with observations on their zoological position and affinities to the Echinoderms, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 156, 1866.
- BOAS, J. E. V., Zur Auffassung der Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere, Kopenhagen 1917.
- BRAUN, Die tierischen Parasiten des Menschen, 5. Aufl., Würzburg 1915.
- BÜTSCHLI, O., Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden insbesondere der des Kieler Hafens, in: Abh. Senckenb. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 9, p. 1, 1874.
- , Vorlesungen über vergleichende Anatomie, Lief. 1 u. 2, Leipzig 1910 u. 1912.
- COBB, N. A., Extract from M. S. Report on the Parasites of stock, in: Agricult. Gaz. New South Wales, Vol. 9, p. 296—321 u. 419—454, 1898.
- , Nematodes and their relationships, in: Yearbook U. S. Dep. Agriculture, 1914.
- , Notes on Nemas. Contribution to a science of nematology, 1917.
- , Fungus maladies of the sugar cane, in: Report on work of the Experiment Station of the Hawaiian Sugar Planters Association Division of Pathology, Bull. 6, 1906.
- , The Mononchs (Mononchus BASTIAN, 1866), a genus of free-living predatory Nematodes. Contributions to a science of nematology, 6.

- DUNKER, GEORG, Symmetrie und Asymmetrie bei bilateralen Tieren, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 17, 1904, p. 533.
- EBERTH, C. J., Untersuchungen über Nematoden, Leipzig 1863.
- FLÜGEL, J. H. L., Über die Lippen einiger Oxyurisarten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 29, 1869.
- GALEB, OSMAN, Recherches sur les entozoaires des Insectes. Organisation et développement des Oxyuridés, in: Arch. Zool. expér., Vol. 7, 1879.
- HATSCHEK, B., Lehrbuch der Zoologie, Jena 1888.
- HEIDER, KARL, Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Wirbellosen, in: Die Kultur der Gegenwart, 3. Teil, 4. Abteil., Vol. 2. Zellen- und Gewebelehre, Morphologie und Entwicklungsgeschichte, Leipzig 1913.
- HUBRECHT, A. A. W., Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 39, 1904, p. 151 (vgl. besonders p. 176).
- JÄGERSKJÖLD, L. A., Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: Svenska Vet.-Akad. Handl., Vol. 35, 1901.
- LANG, ARNOLD, Über den Einfluß der feststehenden Lebensweise auf die Tiere usw., Jena 1888.
- LOOSS, A., The anatomy and life history of *Agchylostoma duodenale* DUB., in: Rec. Egyptian Gov. School Med., Vol. 3, 1905.
- , The Sclerostomidae of horses and donkeys in Egypt., *ibid.*, Vol. 1, 1901.
- MARTINI, E., Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, 1906; Vol. 86, 1907; Vol. 91, 1908.
- , Über die Stellung der Nematoden im System, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 23. Jahresvers. Bremen, 1913.
- , Die Anatomie der *Oxyuris curvula*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 116, 1916.
- NAEF, ADOLF, Die individuelle Entwicklung organischer Formen als Urkunde ihrer Stammesgeschichte, Jena 1917.
- RANSOM, B. H., A new Nematode (*Gongylonema ingluvicola*) parasitic in the crop of Chickens, in: U. S. Dep. Agric. Bureau animal Industry, Circular 64, 1904.
- , Two new species of parasitic Nematodes, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 41, p. 363—369, 1911.
- RAUTHER, M., Morphologie und Verwandtschaftsbeziehungen der Nematoden und einiger ihnen nahe gestellter Vermalien, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1909.
- SALENSKY, W., Radiata und Bilateria (Kritische Skizze), in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908, p. 624.
- SCHEWIAKOFF, W., Ein abnorm gebauter weiblicher Genitalapparat von *Ascaris lumbricoides* L., in: Ctrbl. Bakteriöl., Vol. 15, 1894.
- SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.

- SPENGLER, J. W., Betrachtungen über die Architektonik der Tiere, in: Zool. Jahrb., Suppl. 8 (Festschrift MÖBIUS), p. 639, 1905.
- STEFANSKI, W., Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Nématodes libres, in: Biol. Ctrbl., Vol. 37, 1917.
- STEINER, G., Freilebende Nematoden aus der Barentssee, in: Zool. Jahrb., Vol. 39, Syst.
- STRUBELL, A., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübenennematoden *Heterodera Schachtii* SCHMIDT, in: Biblioth. zool., Vol. 1, Heft 2, 1888.
- ZUR STRASSEN, O., *Bradydema rigidum*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 54, 1892.
- , Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 3, 1896.
- , *Filaria medinensis* und *Ichthyonema*, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1907.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1. Beispiel eines nach vorn kaum verjüngten Nematodenkörpers (*Monohystera dispar*). (Original.)

Fig. 2. Weibchen von *Aphanolaimus attentus* DAD. Ein Beispiel für gestreckt spindelförmige Gestalt. Der Körper ist nach vorn und hinten ziemlich gleichmäßig verjüngt. (Original.)

Fig. 3. Weibchen von *Bunonema reticulatum* RICHTERS. Ein Beispiel für spindelförmige Gestalt. Das Tier ist weiter durch die warzenförmigen, mit Stäbchen versehenen Bildungen der Haut, die eigenartigen Kopfanhänge und das Fehlen der Schwanzdrüsenzellen von Interesse. Die Lebensweise des Tieres ist noch nicht genügend bekannt. Die Warzen der Haut scheinen wenigstens bei einigen verwandten Arten asymmetrisch nur auf einer Körperseite zu stehen und dienen vermutlich dem Kriechen auf dieser Seitenfläche. Schwimmen kann das Tier nicht, da es nur äußerst langsam schlängelnde Bewegungen ausführen kann. Es lebt in feuchten Moos- und anderen Pflanzenrasen, in der die Erde bedeckenden Detritusschicht und in der Erde selbst. (Original.)

Fig. 4. *Richtersia collaris* STEINER. Ein Beispiel für plumpe Spindelform. Das Tier lebt auf Meeresalgen; es ist noch besonders interessant durch Längsreihen kurzer Stacheln. (Nach STEINER.)

Fig. 5. *Rhabdogaster cygnooides* METSCHNIKOFF. ♀. Ein Beispiel eines Nematoden mit einem verjüngten Körperabschnitte leicht vor der Mitte. Man beachte die Hakenborsten der Bauchseite. Das Tier lebt auf dem Meeresgrunde, auf Algen usw. festsitzend. Dabei benutzt es die Hakenborsten zum Festhalten und zum Umherklettern auf Pflanzenstengeln. Das Tier ist in seiner normalen Stellung gezeichnet. (Nach STEINER.)

Fig. 6. Männchen des *Desmoscolex rudolphi* STEINER. Die Gestalt des Tieres ist ebenfalls ausgesprochen spindelförmig. Wie bei allen Desmoscoleciden sondert die Haut eine Kittsubstanz aus, die Fremdkörper zu eigenartigen Ringen verkittet oder vielleicht auch selbst durch Erhärten diese Ringe bildet. Bemerkenswert sind außerdem noch die in Reihen stehenden Submedianborsten, die sehr steif sind und, wie es scheint, als Bewegungsorgane beim Kriechen dienen. Dazu werden aus den Borsten Plasmafortsätze vorgestreckt und wieder eingezogen. Die Tiere können nicht mehr schwimmen; wollen sie den Standort wechseln, so bleibt ihnen nur jenes schwerfällige und unvollkommene Stelzen und Kriechen auf einer Seitenfläche. (Original.)

Tafel 2.

Fig. 7. Jungendliches Exemplar einer *Chaetosoma* sp. Der ösophageale Abschnitt des Vorderendes ist vom übrigen Körper durch einen halsartig verjüngten Abschnitt getrennt. Diese Erscheinung ist bei anderen *Chaetosoma*-Arten und namentlich beim Genus *Draconema* noch bedeutend stärker ausgeprägt. Man beachte ebenfalls die eigenartigen tubulösen Ventralanhänge des Tieres. Dieselben lassen sich nur im Zusammenhang mit der Lebensweise verstehen. Das Tier lebt auf submarinen Pflanzenstengeln usw. und sitzt dort mit Hilfe der Schwanzdrüsen und jener Ventralanhänge fest oder klettert umher, genau wie eine Spannerraupe es tut. Die eigenartigen, röhrenförmigen Borsten sind vorn glockenförmig erweitert und stehen mit Drüsenzellen in Verbindung. (Nach STEINER.)

Fig. 8. *Eudemoscolex oligochaetus* STEINER. Eine Form mit ebenfalls spindelförmiger Gestalt, die aber ihr besonderes Aussehen durch eine dorso-submedian stehende Längsreihe feiner auf papillenartigen Erhebungen stehender Borsten erhält. (Nach STEINER.)

Fig. 9. *Monohystera horrida* STEINER. Das Tier besitzt außerordentlich lange Kopfborsten und soll zeigen, daß kriechende Lebensweise für derartige Tiere gerade dieser langen Borsten wegen ausgeschlossen ist. (Nach STEINER.)

Tafel 3.

Fig. 10. Hinterende eines Männchens des *Draconema cephalatum* COBB. Man beachte, wie der bilaterale Charakter durch die tubulösen Borsten der Bauchseite, die in 2 submedianen Reihen stehen, außerordentlich gesteigert wird. Zum Verständnis des Gebrauchs dieser Borsten vergleiche man die Fig. 8. (Nach STEINER.)

Fig. 11. Kopfbende eines *Draconema cephalatum* COBB. Sekundär

sind die sonst radiärsymmetrisch geordneten Kopfborsten und Kopfpapillen wieder bilateralsymmetrisch angeordnet worden. Man beachte insbesondere die dorsalen Hakenborsten, die vermutlich beim spannerrauenartigen Klettern eine Klebeflüssigkeit ausgießen und das Vorderende festheften helfen. Man vgl. zum Verständnis ebenfalls noch die Fig. S, S. 46. (Nach STEINER.)

Fig. 12. Schematischer Querschnitt durch *Rictularia splendida* HALL. Man beachte die für das Genus typischen ventromedianen Kämme. (Nach HALL.)

Fig. 13. Hinterende des Männchens des *Cyatholaimus cotylophorus* STEINER. Das Tier besitzt ventromediane präanale Hilfsorgane und postanale Papillen. Diese Bildungen steigern den Bilateralcharakter des Tieres ganz auffällig. (Nach STEINER.)

Fig. 14. *Cyatholaimus cotylophorus* STEINER. Das Köpfende; man beachte die besondere Ornamentierung des Seitenfeldes; dadurch wird der bilaterale bzw. disymmetrische Charakter nicht unwesentlich gesteigert. (Nach STEINER.)

Fig. 15. Vorderende des *Thalassolaimus egregius* STEINER. Die Drüsenzelle liegt weniger weit hinten, immerhin noch seitlich, und der Ausführungskanal ist weiter verkürzt. (Nach STEINER.)

Fig. 16. *Euchromadora loricata* (STEINER). Ein Beispiel mit doppelzelligem Ventraldrüsenapparat. (Nach STEINER.)

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Caulleryella pipientis n. sp.

Eine neue Schizogregarine aus den Larven
der *Culex pipiens*.

Von

Marianne Buschkiel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Mit Tafel 4—5 und 11 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Im Winter 1916—1917 hatte ich unter der Leitung von Herrn Prof. DOFLEIN begonnen, die cytologischen Vorgänge bei der Vermehrung der Regenwurmmonocystideen zu untersuchen. Meine Befunde zeigten, daß es sich lohnte, diesen vielfach behandelten Stoff nochmals zu prüfen. Die ursprüngliche Absicht war, die Arbeit in enger Föhlung mit Herrn Prof. DOFLEIN durchzuführen. Seine lange Kriegsabwesenheit machte dies jedoch unmöglich, so daß sie vorläufig liegen bleiben mußte. Als im Mai 1918 Herr Prof. BRESSLAU vertretungsweise die Leitung des hiesigen Instituts übernahm, folgte ich daher gern der Anregung, eine Schizogregarine zu untersuchen, die er bei seinen Studien zur Bekämpfung der Schnakenplage in Straßburg entdeckt hatte. Nachdem Herr Prof. DOFLEIN in freundlicher Weise seine Zustimmung zu meinem neuen Dissertationsthema gegeben hatte, konnte ich in verhältnismäßig kurzer Zeit den lückenlosen Lebenszyklus des Parasiten feststellen.

BRESSLAU hat in einer Mitteilung über die Parasiten der Schnakenlarven im Juliheft 1919 des Biol. Ctrbl. bereits über die Auffindung der bisher noch unbekannten Schizogregarine aus dem Darm der Larven von *Culex pipiens* kurz berichtet, während ich im Anschluß daran eine kurze Übersicht über deren Lebenszyklus veröffentlichen konnte. Wie schon BRESSLAU erkannte, ist die neue Art nahe verwandt mit *Caulleryella aphiochaetae*, einer vor KEILIN 1914 entdeckten Schizogregarine aus dem Darm der Larven des Dipters *Aphiochaeta rufipes* MEIG. Die neue Species sei daher *Caulleryella pipientis* benannt. Im Anschluß an diese Mitteilung habe ich eine kurze Übersicht über den Lebenszyklus der *Caulleryella pipientis* veröffentlicht.

Schon an Hand der Präparate, die Herr Prof. BRESSLAU mir gütigst zur Verfügung stellte, ließen sich die wesentlichsten Fragen lösen. Zur Beobachtung am lebenden Objekt und Vervollständigung der Untersuchungen mußte ich meine Arbeiten in Straßburg fortsetzen, da es mir nicht gelang, in der Umgebung Freiburgs genügend Material zu finden. Dort zeigte sich aber, daß Stärke und Auftreten der Infektion sehr schwankend sind. Während in den Vorjahren Herr Prof. BRESSLAU unter sehr günstigen Verhältnissen Material gesammelt hatte, ließen sich im Herbst 1918 nur mit Mühe in den selben Fundorten infizierte *Culex*-Larven auffinden. Aus diesem Grunde konnte ich auch nicht die große Menge konservierter Präparate herstellen, aus denen allein ich sicheren Aufschluß über die cytologischen Vorgänge hätte gewinnen können. So muß ich mich in dieser Arbeit auf die morphologische Darstellung beschränken, hoffe aber, die Bearbeitung der cytologischen Fragen später nachholen zu können.

Material und Methoden.

Die Dörfer der Umgebung Straßburgs beherbergen in den Dung- und Jauchegruben der Bauerngehöfte ungeheure Mengen Schnakenbrut. In einem großen Teil dieser Brutstätten sind die *Culex*-Larven fast durchweg mit *Caulleryella* infiziert, andere Gruben erwiesen sich dagegen trotz anscheinend gleicher Bedingungen völlig frei von dieser Infektion. Wie ich bereits in der Einleitung erwähnte, sind auch nicht alle Jahre für das Vorkommen des Parasiten gleich günstig. Gegenüber einer Häufigkeit von ca. 20, selbst 40—50 % Infektionen in den Jahren 1916 und 1917, während der zum Sammeln des Materials am besten geeigneten Monate August und September, fand ich in den gleichen Monaten des kühlen Spätsommers 1918 nur ungefähr 3—4 % der

Schnakenlarven von *Caulleryella pipientis* befallen. Ob klimatische Verhältnisse oder andere Faktoren, und welcher Art diese Schwankungen bestimmen, ließ sich bisher nicht entscheiden, vielleicht hatte auch die intensive Stechmückenbekämpfung ihren Anteil daran. Meine Versuche, in der Umgebung Freiburgs Material zu sammeln, schlugen fehl. Manche der untersuchten Dunggruben enthielten wohl reichlich *Culex*-Larven, es fanden sich jedoch keine *Caulleryella*-Infektionen. Sollten auch für die nächste Zeit die Straßburger Schnakenbrutstätten unzugänglich sein, so gibt es gewiß innerhalb unserer Grenzen Gegenden, die gleich günstige Bedingungen für die Entwicklung der *Caulleryella* bieten.

Die Infektion hat ihren Sitz im oberen Teil des Mitteldarmes der *Culex*-Larve und besonders in dessen der Secretion dienenden Anhängen, die häufig vollkommen von dem Parasiten erfüllt sind. Hier und in tieferen Teilen des Darmes spielt sich der ganze Entwicklungszyklus ab, wodurch das Objekt zur Untersuchung sehr geeignet ist. Im allgemeinen wiegt in dem Wirtstier entweder der geschlechtliche oder ungeschlechtliche Teil des Zyklus vor; häufig findet man aber auch alle Stadien beider Vermehrungsweisen in annähernd gleicher Anzahl im selben Larvendarm nebeneinander.

Zur Beobachtung am lebenden Material bringt man die sorgfältig mittels Fließpapier von Wasser befreiten Larven zwischen Objektträger und Deckglas, und quetscht den Darm durch leichten Nadeldruck vom Kopf nach dem After zu aus. Auf diese Weise tritt der Darm mit seinen leberartigen Anhängen unversehrt heraus. Da sich die Epithelzellen unter Druckwirkung häufig aus ihrem Verbande lösen und abkugeln, muß man vorsichtig sein, um eine Verwechslung dieser gregarinenähnlichen Zellen, so weit sie nicht durch den charakteristischen Stäbchensaum gekennzeichnet sind, mit dem Parasiten zu vermeiden. In jedem Stadium ist *Caulleryella pipientis* im Leben gut zu beobachten. Als Untersuchungsmedium eignet sich am besten der Darmsaft des Wirtstieres. Die Flüssigkeitsmengen sind allerdings sehr gering, und das Präparat muß durch dichten Wachsabschluß vor dem Austrocknen geschützt werden. Trotzdem stirbt es meist nach 1—2 Stunden ab, wodurch es schwierig ist, während längerer Zeit die Entwicklung im Leben verfolgen zu können. Verdünnung des Darmsaftes durch geringe Mengen Wassers wirkt sofort zerstörend, ebenso wirkte physiologische Kochsalzlösung in verschiedenen Konzentrationen ungünstig.

Meine Untersuchungen am konservierten Material stützen sich

auf ungefähr die gleiche Anzahl Total- wie Schnittpräparate. Die Totalpräparate lassen sich in einfacher Weise herstellen, indem man die *Culex*-Larve auf ein Deckgläschen bringt, gründlich alles Wasser absaugt und ein zweites Deckgläschen lose überkreuz auflegt. Der Larvendarm wird, wie oben beschrieben, ausgequetscht, der Inhalt rasch auf den Deckgläschen ausgestrichen und diese auf bereitstehende Schälchen mit Konservierungsflüssigkeit geworfen. Als Fixierungsmittel bewährten sich sehr gut Sublimat-Alkohol-Eisessiggemische und starke FLEMMING'sche Lösung. Zur Herstellung von Schnittpräparaten wurden die Larvendärme vorsichtig unversehrt ausgequetscht, unter dem Mikroskop auf die leicht an den lichtbrechenden Cystenstadien erkennbare Infektion hin untersucht und dann in die Fixierungsflüssigkeit überführt. Das starke FLEMMING'sche Gemisch erwies sich als bestes Konservierungsmittel für Schnittpräparate, da hiermit die klarsten Kernbilder erzielt werden. Die Schnitte werden in einer Dicke von 3 und 5 μ angefertigt. Als Färbungen wandte ich in den meisten Fällen sowohl bei Totalpräparaten wie Schnitten Eisenhämatoxylin an, differenzierte sorgfältig und benutzte als Nachfärbung Bordeauxrot. Hämatoxylin nach DELAFIELD mit Eosin als Gegenfärbung bewährte sich weniger gut. Einige als Übersicht geeignete Totalpräparate wurden mit Boraxkarmin gefärbt. Die mittels FLEMMING-Gemisch konservierten Präparate mußte ich vor der Färbung durchweg 20 Minuten bis 3 Stunden in einer 3%igen Lösung von Wasserstoffsuperoxyd bleichen, damit die Einzelheiten im Kern deutlich wurden.

Da alle, auch die Cystenstadien für Konservierungs- wie Färbemittel gleich durchlässig sind, bietet also das Objekt der technischen Verarbeitung keinerlei Schwierigkeiten.

Spezieller Teil.

Morphologie.

Die vegetative *Caulleryella pipientis* besitzt eine charakteristische Gestalt, durch die sie sich von allen bisher bekannten Gregarinenformen unterscheidet. Sie setzt sich aus zwei differenten Teilen zusammen, dem länglich, beim ausgewachsenen Tier rundlich ovalen Körperabschnitt, der den Kern enthält, und einem keilförmig zu einem Stiel verlängerten Vorderende. Die Figg. 3 u. 4, Taf. 4 zeigen die typische Form des ausgewachsenen vegetativen Individuums,

Fig. 4 nach dem Leben, Fig. 3 nach fixiertem Präparat gezeichnet. Der spitz zulaufende Stiel, der nach Art der Epimeriten die Funktion erfüllt, die Gregarine in einer Darmzelle des Wirtstieres zu befestigen, ist gegen den rundlichen Körperabschnitt scharf abgegrenzt. Im Gegensatz zu einem echten Epimeriten ist er jedoch nicht durch eine Scheidewand vom Körper getrennt und besteht bis auf einen dünnen ectoplasmatischen Überzug aus Entoplasma. Das Stielgebilde nimmt also unter den Meriten der Gregarinen eine Sonderstellung ein. In der erwähnten Mitteilung über die Parasiten der Stechmücken benannte BRESSLAU das Haftorgan der *Caulleryella pipientis* „Pseudomerit“, womit ausgedrückt sein soll, daß es weder einen Epi- noch einen Protomerit darstellt, wenngleich es ein funktionell dem Epimeriten gleichwertiges Gebilde ist. In der Folge werde ich diese Bezeichnung anwenden.

Die durchschnittliche Größe des ausgewachsenen Individuums beträgt 50–60 μ in der Länge und 23–26 μ in der Breite. Der Pseudomerit ist meist um 2–3 μ länger als der Körperabschnitt. Es kommen allerdings erhebliche Größenschwankungen vor, so daß ich anfänglich zweifelte, ob es sich stets um dieselbe Species handele. So fand ich in einigen Präparaten Exemplare, die kaum 40 μ in der Länge maßen. In anderen Darmausstrichen erreichten die Tiere zwischen 60–68 μ . Daß trotzdem die gleiche Form vorliegt, erkannte ich daran, daß alle übrigen Stadien des Parasiten in ein und demselben Wirtsdarm sich in ihren Maßen entsprechend der Größe der vegetativen Tiere verhalten. Außerdem kann man zwischen den angegebenen Extremen alle Übergänge beobachten, so daß der Schluß nahe liegt, daß die Größenschwankungen veranlaßt werden durch verschiedene Ernährungsverhältnisse in verschiedenen Wirtstieren.

Protoplasma.

Das Protoplasma der *Caulleryella* erscheint im Leben stark von lichtbrechenden Granulis erfüllt. An der Ansatzstelle des Pseudomeriten ist es verdichtet, und weniger von Granulis durchsetzt. Diese Zone ist aber nicht scharf begrenzt und bedeutet nicht eine ectoplasmatische Scheidewand. Sie geht allmählich in das Protoplasma des Stielteils über, welches um ein geringes feinkörniger und weniger stark lichtbrechend erscheint, als das des Körpers. Ebenso unterscheidet sich am fixierten Präparat das etwas feinmaschigere Plasma des Pseudomeriten von der mehr lockerwabigen

Struktur im Körper. Die Differenz tritt bei gänzlich ausgewachsenen Individuen minder deutlich hervor, als auf jüngeren Stadien. Eine Sonderung in Ecto- und Entoplasma ist nur an Schnittpräparaten festzustellen, die eine sehr geringe, der Cuticula anliegende feinmaschige Ectoplasmaschicht aufweisen. Das ganze Tier ist von einer zarten, strukturlosen Pellicula umgeben, die am Körper nur schwach hervortritt, während sie am Pseudomeriten ein wenig dicker ist und sich als lichtbrechender Überzug vom Plasma abhebt. Ebenso wie bei den Gattungen *Schizocystis* und *Ophryocystis* fehlen auch hier jegliche, die Bewegung fördernde ectoplasmatische Differenzierungen, wie sie in den Myonemen der Eugregarinen und bei den Schizogregarinenfamilien der Seleniiden, Merogregariniiden und Porosporiden gegeben sind.

Reservestoffe.

Es kommen im Cytoplasma dunkel färbbare, tropfen- und körnchenförmige Einschlüsse vor, deren Menge bei den Parasiten verschiedener Wirtstiere, aber auch bei den Individuen, die im selben *Culex*-Darm leben, ungleich ist. Vornehmlich in Präparaten, die mit FLEMMING's Gemisch fixiert wurden, treten solche, wohl als Reservestoffe zu deutenden Substanzen scharf hervor. Ihre Menge scheint von Ernährungs- und Stoffwechselverhältnissen abhängig zu sein. Gegen Ende des vegetativen Wachstums nehmen sie offenbar stets zu, um den Höhepunkt zu erreichen, wenn der Kern des Parasiten sich zu Vermehrungsteilungen anschickt. Über das Wesen dieser Substanzen vermag ich nichts auszusagen. Fixiertes Material kann keinen Aufschluß darüber geben, und lebendes stand mir nur in so geringem Umfange zu Gebote, daß ich mich darauf beschränkte, die morphologischen und biologischen Fragen daran zu lösen. Da die Reservestoffe in ihrem Aussehen und Auftreten weniger den bei Gregarinen vielfach bekannten Paraglykogenkörnern gleichen, als den Reservestoffen der Coccidien, wäre es vielleicht angebracht, bei reichlichem Material diese Substanzen mittels chemischer Untersuchungsmethoden zu prüfen. Unter Umständen könnten Ergebnisse in dieser Richtung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen herangezogen werden.

Kern.

Der große bläschenförmige Kern erscheint im Leben stark lichtbrechend. Er enthält den noch stärker lichtbrechenden Binnenkörper

und außerdem ein kleines Körnchen, daß bei starker Vergrößerung allerdings nicht immer auch im Leben gut sichtbar ist (Fig. 4, Taf. 4). Eine dichte Membran umgrenzt den Kern. Im fixierten Präparat zeigt sich der Kernraum ausgefüllt von einem sehr feinen, in den Knotenpunkten körnigen Netzwerk, in dem der Binnenkörper und das erwähnte Körnchen lagern, beide mit Eisenhämatoxylin tief schwarz färbbar (Fig. 3 u. 6). In manchen Fällen ist aber die Struktur des Reticulums weniger fein und regelmäßig und außer dem Binnenkörper und dem kleinen Körperchen, das ich fortan mit dem indifferenten Namen „Zweites Körnchen“ bezeichnen will, sind noch weitere färbbare Substanzen als kleine Bröckchen regellos oder in lockeren Reihen angeordnet über den Kern verteilt (Fig. 2). Es ist schwer zu entscheiden, ob an diesen Stellen das körnig zusammengezogene Kernreticulum eine Dichte erreicht hat, die die Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin ermöglicht, während andere Teile des Netzwerkes nur Plasmafarbstoffe halten, oder ob es sich hier tatsächlich um chromatische Substanz handelt. Ebenso muß vorläufig auch die Frage offen bleiben, ob in den vielen Fällen, in denen außer dem Binnenkörper und zweiten Körnchen keine weiteren Substanzen im Kerne zu finden sind, das Chromatin unsichtbar im Kernnetz, vielleicht in den körnigen Knotenpunkten der Netzmaschen lagert, ob es sich etwa auf den Binnenkörper konzentriert hat, oder ob es in Beziehung steht zu dem zweiten Körnchen. Über die Bedeutung und etwaige Funktion dieses zweiten Körnchens will ich noch keinerlei Meinung äußern und mich in dieser Arbeit lediglich auf die Darstellung beschränken, in welchen Stadien und in welcher Form es auftritt. In nahezu allen vegetativen Stadien der mir zu Gebote stehenden Total- und Schnittpräparate ist das zweite Körnchen deutlich sichtbar. Wo es nicht aufzufinden ist, darf ich demnach annehmen, daß es von dem großen Binnenkörper verdeckt wird. Häufig erscheint das Körnchen von einem hellen Hof umgeben. Da aber auch der Binnenkörper oft in einem strukturfreien Raum liegt, handelt es sich offenbar um einen Schrumpfungshof. Hin und wieder scheint das Körnchen allerdings seine einheitliche Form verloren zu haben und in zwei kleinere Teilkörnchen ausgezogen zu sein. Solche Fälle sind schwer zu beurteilen, es liegen dann, wie in Fig. 5, Taf. 4 dargestellt ist, stets im Kerne noch weitere färbbare Körnchen, oder das Cytoplasma ist von Reservestoffkörnern angefüllt, von denen die kleineren oft so dicht der Kernmembranen anlagern, daß sie bei der Beobachtung von

Totalpräparaten leicht in den Kern hinein projiziert werden (Fig. 5).

Am lebenden Material ist das zweite Körnchen nicht mit der Sicherheit aufzufinden wie am gefärbten Präparat. Es gelang mir nur in einigen günstigen, leicht gequetschten Exemplaren das Körnchen sowohl in den Kernen ausgewachsener wie junger Vegetativstadien zu erkennen.

Der Durchmesser des Kernes, am fixierten Präparat gemessen, schwankt ungefähr zwischen 7 und 11 μ , der des Binnenkörpers zwischen 2,8 und 3,8 μ . Wie aus dem Vergleich der Figg. 2 u. 4 hervorgeht, schrumpft bei der Fixierung der Binnenkörper erheblich ein. Die Maße von Kern- und Binnenkörper richten sich nach der Größe des Individuums selbst. Aus einer Anzahl von ca. 20 Messungen soll hier eine kleine Tabelle folgen, die nicht etwa eine Auswahl besonders günstiger Fälle darstellt, sondern die bis auf wenige Ausnahmen gefundenen Verhältnisse wiedergibt. Ich fand:

bei Körperlänge	Kerndurchmesser	Durchm. d. Binnenkörpers
„ 68 μ	11,0 μ	ca. 3,6 μ
„ 60 „	10,8 „	„ 3,5 „
„ 56 „	10,2 „	„ 3,1 „
„ 46 „	9,9 „	„ 2,8 „
„ 40 „	7,0 „	„ 2,6 „ usf.

Entwicklung des Keimlings zum erwachsenen Individuum.

Der Beschreibung des erwachsenen Parasiten soll nun die Darstellung folgen, wie der junge Keimling zur endgültigen Größe und Gestalt des vegetativen Tieres heranwächst.

Die Jugendstadien der *Caulleryella pipientis* findet man im oberen Teil des Mitteldarmes und vor allem in dessen leberartigen Anhängen. Hier spielt sich die ganze ungeschlechtliche Vermehrung ab, so daß die der Schizogonie entstammenden Keimlinge am Orte ihrer weiteren Entwicklung ausschlüpfen. Ebenso scheinen hier auch die Sporoziten frei zu werden, nachdem sich die Hülle der durch den Mund aufgenommenen Sporen gelöst hat. Die jungen Keimlinge suchen Epithelzellen oder Zellreste in ihrer Umgebung auf, und bohren sich mit ihren spitzen Vorderenden darin ein. Nebstehende Textfig. A zeigt einen Komplex von Merozoiten, die zum Teil noch innerhalb der nicht mehr einheitlichen Cuticula des Mutterschizonten liegen,

zum anderen Teil aber bereits ausgeschlüpft sind und sich sofort in einen, unmittelbar benachbart gelegenen Epithelzellrest einbohren. Es glückte mir nicht, die von BRESSLAU beobachteten Bewegungen der lebenden Keimlinge zu sehen, obwohl es wahrscheinlich ist, daß sie aktiv die Wirtszellen aufsuchen. Am lebenden Material und ebenso in Ausstrichpräparaten findet man fast durchweg die schmalen Keimlinge mit ihren spitzen Vorderenden in runde, allseitig von einem Stäbchensaum umgebene Epithelzellen oder mehr oder minder veränderte Reste von solchen eingelassen. Fig. 1, Taf. 4 gibt ein derartiges typisches Bild wieder. Man kommt hierdurch zu der Vermutung, daß infolge der Quetschung oder der Gewalt des Aus-



Fig. A.

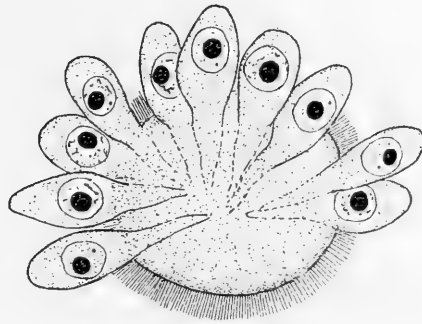


Fig. B.

streichens die Zellen sich aus dem Verbande des Darmepithels lösen, und der dem Lumen zugewandte Stäbchensaum sich um die kontrahierte, abgekugelte Zelle herumlegt. Damit wäre aber noch nicht erklärt, daß man meist Keimlinge aller Wachstumsstufen rosettenförmig um solche secretorische Zellen oder Zellreste angeordnet findet (Textfig. B). Man könnte nun annehmen, daß Intracellularestadien vorkommen, die Keimlinge aber bei der Loslösung der Epithelzelle künstlich über deren Rand hinaustreten. Diese Fragen werden durch Schnittpräparate gelöst. Trotz sorgfältigen Suchens fand ich nie gänzlich in der Wirtszelle eingebettete Parasiten. Wohl aber ist die Epithelwand der Darmanhänge oft dicht besetzt von Keimlingen, die sich nur mit ihrem Vorderende meist in größerer Zahl dicht gedrängt in die Zellen eingebohrt haben. Die kleinsten unter ihnen sind wenig größer, als noch kaum ausgeschlüpfte Sporozoiten bzw. Merozoiten, so daß ein vorangehendes intracelluläres Stadium

ausgeschlossen erscheint. Die Parasiten befallen aber nicht nur die Zellen der Epithelwand. Das Lumen der Leberanhänge ist zum Teil erfüllt von Secretmassen, welche von den Epithelzellen ausgeschieden werden. Zwischen diesen liegen losgelöste einzelne, ringsum von Stäbchen umsäumte Zellen, wie ich sie im Leben und an Ausstrichen oft beobachtete. Und solche sind es, die auf ihrer ganzen Oberfläche rosettenförmig von Keimlingen und bereits mehr oder minder herangewachsenen Individuen besetzt sind, und beweisen also, daß der so häufige Befund bei der Lebendbeobachtung nicht künstlichen Ursprungs ist. Es handelt sich offenbar um Zellen,

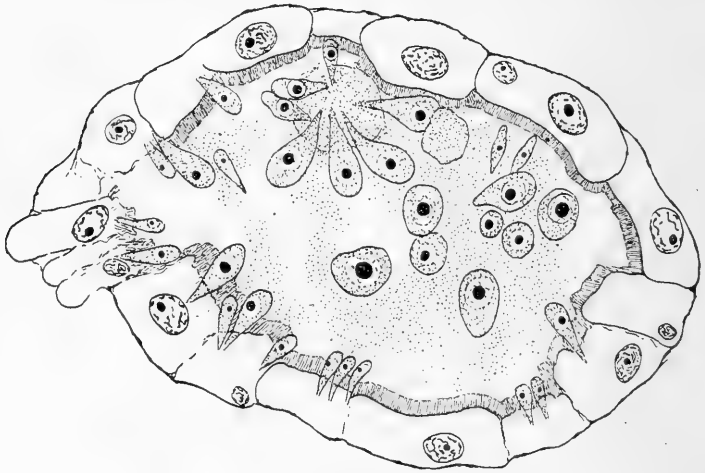


Fig. C.

die, vielleicht infolge ihrer Infektion, aus dem Epithelverbände ausgestoßen und allmählich verdaut werden. In mehreren Fällen fand ich das äußere Epithel fast völlig frei von Parasiten, die losen Zellen dagegen dicht besetzt. Außerdem liegen auch zwischen den Darmsekreten Parasiten aller Wachstumsstadien. Textfig. C, nach einem Schnittpräparat entworfen, soll die Lage der *Caulleryella* im Darm des Wirtstieres veranschaulichen. Mit dem Vorderende in der Wirtszelle befestigt, der größere den Kern enthaltende Teil frei in das Darm- oder Darmanhangslumen hinausragend, wächst der junge Parasit allmählich heran. Die erwähnte Fig. 1, Tafel 4 zeigt eine freie Epithelzelle mit jungen *Caulleryellen* besetzt, von denen aber keine noch die typische Form des ausgewachsenen Individuums erlangt hat. Die Plasmakörper sind noch unregelmäßig gestaltet und scheinen

sich an der Grenze des eingedrungenen Stielendes ein wenig der Oberfläche der kugligen Wirtszelle anzuschmiegen. Auf diesem Stadium beginnt die deutliche Differenzierung in Körper und Pseudomerit. Aber erst die fast völlig erwachsenen, regelmäßig gestalteten Individuen — bei denen allerdings der Pseudomerit seine eigentliche Bedeutung als Haftorgan allmählich verliert — zeigen die scharfe Abgrenzung der beiden die *Caulleryella* zusammensetzenden Teile. Auch dieser anscheinende Widerspruch zwischen der morphologischen Ausgestaltung und der funktionellen Aufgabe deutet darauf, daß der Pseudomerit der *Caulleryella* nicht völlig den Epimeriten anderer Gregarinen gleichwertig ist.

Das Plasma der jungen Stadien ist anfänglich dicht und enthält wenig Körnchen, es bildet erst im Laufe des Wachstums seine endgültige Struktur aus. Häufig sieht man die Pseudomeriten später Vegetativstadien noch eingebettet in Resten von Epithelzellen, die ebenso, wie die ganzen Zellen, von dem unverändert erhaltenen Stäbchensaum umgeben sind. Hat der Parasit ungefähr die Grenze seines vegetativen Wachstums erreicht, so löst er sich in den meisten Fällen aus der Wirtszelle los, ohne seine Gestalt zu verändern oder das Stielende zu verlieren, um frei im Lumen des Darmes oder der Lebersäckchen sich zur Vermehrung vorzubereiten.

Schizogonie.

Zunächst wollen wir nun die ungeschlechtliche Vermehrungsweise, die Schizogonie, betrachten.

Zwischen den normalen vegetativen Tieren findet man meist eine Anzahl völlig abgekugelter Individuen, Stadien, denen der Pseudomerit fehlt, deren Plasma und Kern aber noch das unveränderte Aussehen behalten haben. Die Umwandlung der typischen Gestalt des Parasiten in diese Kugelform erfolgt durch Rückziehung des Plasmas aus dem Pseudomeriten. Als erste Veränderung treten an der Spitze des Stieles größere Vacuolen in dem sonst gleichmäßig strukturierten Plasma auf. Es scheint, als ändere sich hier an der der Pellicula anliegenden Oberfläche der Aggregatzustand des Protoplasmas, als werde es flüssiger, um sich dann von der Stielhülle gänzlich abzulösen. Darauf beginnt es, sich zu verdichten. Wenn die allseitige Loslösung des Plasmas von der Pellicula erfolgt ist, ragt in das Innere der unverändert fortbestehenden membranösen Stielhülle ein einheitlicher Kegel des ursprünglichen Pseudomeritenplasmas herein, der allmählich an Größe abnimmt, zu einem Pfropf

zusammenschrumpft und schließlich vollkommen in das Protoplasma des Körpers aufgeht. Textfig. D (a u. b) zeigt verschiedene Stufen dieses Vorganges. Die Verschmelzung vollzieht sich, ohne daß im Körperplasma Veränderungen bemerkbar werden. Ist die Rückbildung des Pseudomeriten völlig erreicht, so verschwindet auch unmittelbar die Verdichtung an der Stelle, da sich dessen Protoplasma mit dem des Körperabschnitts vereinigte. Unsere Vorstellung von der kolloidal-flüssigen Beschaffenheit des Protoplasmas macht diese Vorgänge verständlich.

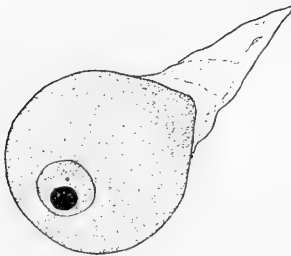


Fig. Da.

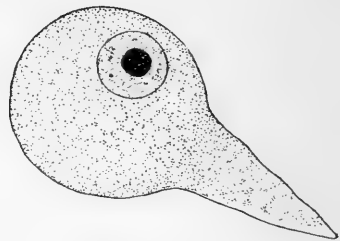


Fig. Db.

Nach der Einbeziehung des Pseudomeritenplasmas ist das nunmehr kuglige oder leicht ovale Stadium etwas größer als der Körperabschnitt des normalen vegetativen Tieres. Während letzteres einen durchschnittlichen Körperdurchmesser von $27,2\mu$ besitzt, gemessen in der Hauptaxe des Ovals, beträgt der größte Mittelwert des Kugelstadiums $29-30\mu$. Wie Tafelfig. 6 das Bild der vollendeten Abkuglung des Schizontenkörpers zeigt, enthalten solche Stadien häufig eine große Anzahl dunkler Einschlüsse, die über das Wabenwerk des Cytoplasmas verteilt, das ganze Gebilde dunkel erscheinen lassen. Die Pellicula, die einst den Pseudomeriten überzog, bleibt häufig funktionslos an der ursprünglichen Stelle haften. Sie besitzt eine erhebliche Konsistenz und Widerstandskraft. Nicht immer schrumpft und faltet sich die Pellicula, wie es unsere Abbildung zeigt. Oft behalten die leeren Stielhüllen ihre ursprüngliche Form unverändert bei, auch dann, wenn sie, wie es in den meisten Fällen geschieht, sich an ihrer Ansatzstelle von der zarteren Cuticula des Schizonten ablösen. Man findet dann diese leeren, an ihren breiten Enden offenen Membrankegel zwischen den Parasiten im Darmsaft des Wirtstieres herumschwimmen.

Kernteilungen.

An das beschriebene Kugelstadium mit noch unverändertem Ruhekern schließen sich nun die Vermehrungsteilungen an, die zur Ausbildung der Keimlingskerne führen. Wenn auch aus dem vorhandenen Material nicht alle dabei auftauchenden cytologischen Fragen gelöst werden können, so gewinnt man doch ein ziemlich klares Bild der interessanten Vorgänge, die ich hier rein beschreibend darstellen will.

Stadien, aus denen hervorgeht, wie der ruhende Kern des vegetativen Individuums sich zur Teilung vorbereitet, fehlen mir leider gänzlich. Als erstes finde ich die bereits ausgebildete Teilungsspindel bei schon völlig verschwundener Kernmembran. In Tafel-fig. 7 und der gleichen, bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Fig. 8 ist die Spindel äußerst feinfaserig, langgestreckt und ohne nennenswerte Anschwellung im Äquator und Konvergenz an den Polen, wie sie bei den meisten Kernspindeln der Gregarinen beschrieben wird. An den Polen liegen dunkel färbbare Massen, die keinen einheitlichen Körper darstellen. Sind es Bildungen, die den typischen Polkappen gleichwertig sind, oder hat sich in diesem Anaphasestadium bereits Chromatin an den Spindelpolen angesammelt? Aus den wenigen, mit gleicher Färbung behandelten ähnlichen Stadien ist es nicht zu entscheiden. Die nach den Polen zu strebenden schwarzen Fäden dürfen wohl mit Sicherheit als Chromosomen angesehen werden, wenn sie auch keineswegs eine regelmäßige und typische Chromosomengestalt aufweisen. Sie zeigen sich, auch in allen weiteren Teilungsbildern zur Zählung durchaus ungeeignet.

Obgleich die Kernmembran schon völlig geschwunden und die Kernregion vom normalen Cytoplasma eingenommen ist, hat der Binnenkörper seine Lage offenbar nicht geändert. Er liegt hier während der Anaphase, ungefähr im gleichen Abstand von der Spindel, wie ich ihn in frühen Spindelentstehungsbildern nachfolgender Kernteilungen beobachtete. Während der Teilung gewahrt man an ihm keinerlei Veränderungen, die den Schluß zuließen, daß er sich durch Abgabe eigener Substanz am Aufbau des Chromtins beteiligt haben könnte. Auch die dunklen Körnchen, die in Fig. 8 in der Nähe des Binnenkörpers dargestellt sind, dürfen nicht zu einer solchen Annahme verleiten, denn die gleichen Körnchen und Brocken finden sich im ganzen Körperplasma verteilt und gehören wohl den schon erwähnten Reservestoffen an. Das zweite Körnchen konnte ich

während der hier beschriebenen Vorgänge im Kern nicht nachweisen. Es bleibt also ungeklärt, welche Rolle es bei den Kernteilungserscheinungen spielt.

Im Protoplasma finden sich außer den Reservesubstanzen dunkel gefärbte Fäden regellos verteilt, die zum Teil einheitlich aussehen, zum Teil erscheinen sie aber auch zusammengesetzt aus hintereinander aufgereihten Körnchen oder Flüssigkeitströpfchen. Es wäre bei reichlichem Material vielleicht eine lohnende Aufgabe, Bedeutung und Herkunft dieser Bildungen mittels verschiedener Färbungen oder mikrochemischer Untersuchungsmethoden aufzuklären. Ähnliches wie diese Stäbchen und Körnerfäden fand ich in Text und Abbildungen von LÉGER's Arbeiten über *Schizocystis* und *Ophryocystis*. Der Autor gibt keine eingehendere Erklärung und beschreibt sie lediglich als Excretionskörperchen in der Form von Scheiben und Stäbchen. Zu dieser Deutung will es aber nicht passen, daß sie nur da vorkommen, wo Kerne in Teilung begriffen sind, wie wir später auch bei der gamogonen Kernvermehrung sehen werden. Man könnte daher annehmen, daß es sich um Körper handelt, die ihre Entstehung Stoffwechselveränderungen verdanken, die eintreten, sobald die Kerne sich in Teilung begeben.

Nach Ablauf der ersten Teilung finden wir nun zwei Tochterkerne, zwischen denen der Binnenkörper des ersten Kernes liegt. Fig. 9 u. 10 Taf. 4 zeigen die Tochterkerne im Ruhezustand. Ein Netzwerk ist nicht zu sehen, dagegen liegen chromatische Substanzen als körnige Fäden von verschiedener Dichte und Länge im Kernsaft verteilt. Es entsteht so das gewohnte Aussehen von Ruhekernen, wie wir sie bei anderen Gregarinen und in ganz ähnlicher Weise bei Metazoenkeimzellen finden. Ob eines der dunkel gefärbten Körner und Bröckchen als das oben beschriebene zweite Körnchen angesehen werden darf, wage ich nicht zu entscheiden, wenn es auch in dem in Fig. 9 abgebildeten rechten Kern so scheinen mag, als lägen hier dicht an der Membran zwei, durch einen feinen Strang verbundene Körnchen, die sich von den übrigen ein wenig hervorheben. Die Bilder sind aber nicht deutlich genug, um Vermutungen darauf aufbauen zu können.

Die Tochterkerne enthalten jeder einen Binnenkörper, der offenbar neu entstanden ist, da der Binnenkörper des ersten Kernes bei der Teilung unverändert bleibt und in das Cytoplasma ausgestoßen wird. Hier bleibt er liegen, um allmählich unter gleichmäßiger Größenabnahme im Plasma resorbiert zu werden. Auch in Stadien,

bei denen schon eine größere Anzahl kleinerer Kerne gebildet war, ließ sich der Binnenkörper des ersten Kernes noch als kleine schwarze Kugel auffinden. Öfter beobachtete ich seinen letzten Rest im Schizonten, die schon 11 Kerne enthielten. In anderen Fällen ist er bereits früher völlig resorbiert, so daß sein Verschwinden offenbar nicht an eine zahlenmäßig bestimmte Etappe der Kernvermehrung gebunden ist. In Fig. 9 sind beiderseits des alten Binnenkörpers schwarze Körnchen abgebildet, deren Herkunft nicht sicher ist. Sie treten häufig, aber längst nicht immer auf, und zwar, wie in Fig. 10 zu sehen ist, in wechselnder Zahl und verschiedenem Abstand von den Tochterkernen und dem Binnenkörper des ersten Kernes. Offenbar haben diese Körnchen keinerlei Beziehung zu dem alten Binnenkörper, denn niemals traf ich Fälle, in denen dieser seine regelmäßig kuglige Gestalt aufgibt oder kleinere Substanzmassen deutlich aus ihm hervorgehen. Möglicherweise stellen sie auch Reste der zerfallenden, unregelmäßig gestalteten dunklen Massen dar, die die Pole der Teilungsspindel einnahmen.

Unter ähnlichen Bildern, wie oben beschrieben, verlaufen die weiteren Kernteilungen. Während die ersten Tochterkerne noch regellos inmitten des Schizontenkörpers gelagert waren, beginnen schon nach 3—4 Teilungen die Kerne der Peripherie des kugeligen Schizonten zuzustreben. Das Schicksal der jeweiligen Binnenkörper ließ sich hier nicht feststellen. Die Beobachtungen an den Progametenkernen bei der geschlechtlichen Vermehrung machen es aber wahrscheinlich, daß sie ebenso, wie der Binnenkörper des ersten Kernes, in das Cytoplasma ausgestoßen und dort unmittelbar resorbiert werden. Immerhin besteht die Möglichkeit, daß sich die Binnenkörper der späteren Kerne bei schizogoner und gamogoner Vermehrung darin verschieden verhalten. Ist eine größere Anzahl der Kerne gebildet, so sammeln sich diese an der Oberfläche des Schizonten, dessen Plasma hier etwas dichter wird.

Nach den ersten, ungefähr 3 Teilungen, also bis zu einer Zahl von 8 Kernen, treten jeweils Ruhestadien auf, in denen das Chromatin feinfädig im ganzen Kern verteilt ist, wie es oben beschrieben wurde. Die weiteren Ruhekerne, die in Fig. 11 wiedergegeben sind, sehen jedoch anders aus. Sie sind ebenfalls von einer deutlichen Membran umgeben, das Chromatin bildet hier aber dichte, tiefschwarz färbbare kurze Stränge und Bröckchen, die häufig dem Binnenkörper dicht angelagert sind. Vielleicht folgen sich die späteren Kernteilungen

so rasch, daß sich die vielfach verteilte, feinfädige Anordnung des Chromatins nicht mehr ausbilden kann.

Hier nun scheint mir das zweite Körnchen wieder deutlich hervorzutreten, in Einzahl oder verdoppelt, die Teilkörner mittels eines weniger dichten Stranges verbunden. Da auch die dichten chromatischen Stränge aus Körnchen zusammengesetzt erscheinen, ist es bei der engen Aneinanderlagerung jedoch schwierig, das zweite Körnchen von diesen zu unterscheiden. Solche Häufungen physiologisch ungleichwertiger, bezüglich ihrer Dichte aber ähnlicher Substanzen, findet man in Kernen vielfach. Sie gaben oft zu der Vermutung Anlaß, daß die beteiligten Körper in Beziehung zueinander stünden, einer aus dem anderen hervorgehe oder ein Ernährungsverhältnis zwischen ihnen vorhanden sei. Vielleicht sind derartige Bilder rein physikalisch zu erklären. Es läßt sich denken, daß schon im Leben die im Kernsaft schwebenden Substanzen gleicher Dichte sich zusammenfügen nach Art der Versuche, bei denen man Flüssigkeitstropfen auf einem andersartigen Medium schwimmend sich vereinigen sieht. Eine zweite Möglichkeit wäre, daß erst bei der Konservierung durch allseitiges Eindringen des Fällungsmittels eine Vereinigung der dichteren Stoffe um den Binnenkörper in der Mitte des Kernes zustande kommt oder eine Anlagerung an der Membran als anderes Widerlager, sobald der Kernsaft zu einer einheitlichen Masse gerinnt.

Die Tatsache, daß ich bei den vielen untersuchten Schizonten nie Teilungsbilder späterer Kerne fand, mag wohl auch auf die rasche Kernteilungsfolge zurückzuführen sein.

Ist nun eine bestimmte Zahl erreicht, dann beginnen sich um die peripher gelagerten Kerne Plasmaportionen abzuschnüren. Manchmal fand ich diese Abschnürungen gleichmäßig hyalin, in weniger häufigen Fällen war ihr Plasma feinfaserig strukturiert. Die Form der Plasmaklumpen, welche den Kern einschließen, ist zunächst ungleich, kuglig bis länglich oval. Ihre Größe differiert auch noch und kann zwischen 3 und 4 μ schwanken.

Allmählich strecken sie sich unter Aufbrauchen des Schizontenkörpers immer mehr in die Länge. Auf diesem Stadium sind die Kerne von einer meist deutlichen Membran umgeben und enthalten außer dem Binnenkörper keine weiteren sichtbaren Substanzen, als das zweite Korn. Es liegt entweder einheitlich in geringem Abstand vom Binnenkörper, oder die Substanz des Körnchens erscheint längs der Kernmembran auseinander gezogen. Man kann verschiedene

Grade der Auflockerung beobachten. Das Körnchen ist dann zu einem kleinen, noch dichten Strang geworden, dessen Enden kugelig verdickt sind, oder es wird eine Trennung in zwei Teilkörnchen erreicht, die manchmal gänzlich gesondert, meist aber durch einen dünnen feinkörnigen Faden noch miteinander verbunden sind. Die Figg. 12 u. 13 zeigen alle Übergänge, die hier vorkommen. Das zweite Körnchen ist also noch geteilt oder auseinander gezogen in den Kernen der künftigen Merozoiten, auf einem Stadium, da sich deren Plasmakörper bereits individualisieren, und mit Sicherheit keine weitere Kernteilung mehr erfolgt. Es scheint, daß die Substanz des zweiten Körnchens sich später wieder zu dem einheitlichen Körper verdichtet, wie er ausnahmslos in den Kernen der fertigen Keimlinge aufzufinden ist. Unter welchen Bedingungen dies geschieht und welche physiologischen Einflüsse zunächst die ausgezogene oder Doppelform hervorrufen, bleibt ungelöst, solange es mir nicht gelingt, das Wesen dieses Körnchens morphologisch und funktionell zu erkennen.

Es hätte mich interessiert, am lebenden Material festzustellen, in welchem Augenblick und durch welche Faktoren ausgelöst, die Abkugelung des Schizontenplasmas um die oberflächlich gelagerten Kerne beginnt. Aus Mangel an lebenden Schizogoniestadien ist mir das nicht gelungen, wohl aber fand ich Hinweise bei der Abschnürung der Plasmakörper um die Gametenkerne, und so werde ich auf diese Frage später zurückkommen.

Die unregelmäßige Gestalt der Plasmakörper wandelt sich allmählich in die langgestreckte der endgültigen Merozoiten. Während dieses Heranwachsens und Umbildens bleibt die Verbindung mit dem Restkörper des Schizonten bestehen, der immer mehr an Größe abnimmt, je weiter die Ausbildung der Merozoiten schreitet. Der Kern, welcher nunmehr durchweg den Binnenkörper und ein einheitliches zweites Körnchen aufweist, begibt sich in das distale Drittel des Keimlingskörpers, und im Plasma wird zarte Wabenstruktur sichtbar. Ist das Ende des Wachstums erreicht, so lösen die Merozoiten sich von dem kleinen, unregelmäßig begrenzten Restkörper los, bleiben zunächst aber noch mit ihren stark verjüngten proximalen Enden als Bündel um den Restkörper liegen. Fig. 15 zeigt das Endstadium der beschriebenen Entwicklung.

Es gibt zwei Typen in der Anordnung der Keimlinge. Je nach der Art, wie sich die Kerne der künftigen Merozoiten an der Oberfläche des Schizonten verteilen, ändert sich deren endgültige Lage

bezüglich des Restkörpers. Sammeln sich die Kerne hauptsächlich an einem Pole des Schizonten an, dann entstehen Bilder, wie sie Fig. 14 u. 15 darstellen, und dies sind wohl die häufigsten. Liegen die Kerne aber über die ganze Peripherie des Schizonten verteilt, so daß er nach Bildung der ersten Furchen ein pflastersteinartiges Aussehen erhält, dann muß der Restkörper eine zentrale Lage einnehmen, etwa wie die Schnitte in Fig. 12 u. 13 sie zeigen. Die Figg. 14 u. 15 des ersten Typus gleichen auffallend den Bildern, die SCHELLACK und REICHENOW auf tab. 2, fig. 12 u. 14 ihrer Arbeit über *Barrouxia schneideri* wiedergeben. Aber ebenso, wie ich beobachten konnte, beschreiben diese Autoren an ihrem Objekt, daß die Form der Merozoitenausbildung nicht an ein bestimmtes Schema gebunden ist. Unter anderen Bedingungen, etwa mechanischer oder physiologischer Art, kann der sich aufteilende Schizont ein anderes Aussehen gewinnen. Es handelt sich also nicht etwa um einen feststehenden, arteigenen Modus, so daß man aus der übereinstimmenden Weise der Merozoitenausbildung bei entfernten Gruppen etwa phylogenetische Beziehungen ableiten könnte, sondern, wie gesagt, je nach den herrschenden Bedingungen wird der gleiche Zweck auf gleichem oder verschiedenem Wege erreicht.

Ehe ich durch eingehende Untersuchung eine klare Übersicht über die Folge und Zusammengehörigkeit der einzelnen Stadien gewonnen hatte, geriet ich in Zweifel, ob die verschiedenen Bilder, die ich bei der Merozoitenausbildung fand, in Verbindung mit den auffallenden Größendifferenzen der Schizontenkörper, wie der Kerne selbst, alle ein und derselben Form angehörten. Beim Vergleich aller mir zur Verfügung stehenden Präparate, die zum Teil zweifellos Reininfektionen darstellen, kam ich aber zu der oben angegebenen Auffassung. Die Unterschiede in der Größe der Schizonten im gleichen Wirtstiere, und auch von deren Abkömmlingen, können davon abhängen, auf welcher Wachstumsstufe das vegetative Tier sich zur Vermehrung anschickt. Auch die Möglichkeit einer geschlechtlichen Differenzierung der Agamonten, wie sie für *Cyclospora caryolytica* bekannt ist, habe ich ins Auge gefaßt. Da ich außer den Größendifferenzen und den Unterschieden in der Anordnung der Merozoiten, auch Vorkommen oder Fehlen von Reservestoffgranulis beobachtete, und in manchen Fällen ein Schizontenrestkörper ganz zu fehlen schien, wurde ich in der Annahme einer geschlechtlichen Differenzierung bestärkt. Ich mußte den Gedanken aber wieder fallen lassen, denn die verschiedenen Merkmale sind ganz willkürlich miteinander

gepaart und außerdem so wenig scharf getrennt, daß man alle Übergänge findet. Weiter stimmen die fertigen Merozoiten in Form, Plasmabeschaffenheit und Kernbau alle überein; sie weisen nur leichte Größendifferenzen von Körper und Kern auf, und schließlich sollte man erwarten, daß bei einer geschlechtlichen Differenz dann auch konstante Unterschiede in der Beschaffenheit der sich zu einer Syzygie zusammenschließenden Gamonten gefunden werden. Das ist aber nicht der Fall.

Auch die Zahl der Merozoiten ist nicht absolut konstant. Die Grenzen liegen ungefähr zwischen 30 und 38 Merozoiten. Am häufigsten fand ich die Zahl 32.

Am fixierten und lebend beobachteten Material ersah ich, daß die Merozoiten auch dann noch mit ihren Vorderenden um den Restkörper gelagert sein können, wenn sie bereits herangewachsen sind und von der Form des ehemaligen Schizonten und seiner Cuticula nichts mehr zu erkennen ist. Eine aktive Loslösung von seiten der Keimlinge konnte ich nicht beobachten. Es scheint sicher, daß der Restkörper selbst an dieser Ablösung keinen Anteil hat, denn er besteht nur noch aus einer kleinen, unregelmäßig begrenzten, lockeren Plasmamasse, die alle Anzeichen des Verfalls aufweist und wohl kaum noch einer Funktion fähig ist. Das Merozoitenbündel schien mir mechanisch auseinanderzufallen, worauf dann wahrscheinlich die Eigenbewegung der Keimlinge einsetzt.

Sporogonie (Gamogonie).

Die geschlechtliche Vermehrung wird eingeleitet durch die Aneinanderlagerung zweier ausgewachsener Individuen zur Bildung der Syzygie. Die Tiere kommen entweder im abgekugelten Zustande zur Vereinigung, wenn der leere Membrankegel abgefallen ist, oder als noch normale, mit Pseudomeriten versehene Vegetativstadien. Meist haben sie sich dann schon aus dem Epithel losgelöst und schwimmen frei im Darm oder den Lebersäckchen herum. Ein aktives Aufsuchen der Partner konnte ich im Leben aber nicht beobachten, sondern die Aneinanderlagerung kommt zustande nach zufälliger Berührung, die sich in dem dichten Gedränge der meist starken Infektionen von selbst ergibt. Es ist zur Vereinigung auch keine besondere Stelle am Körper der Tiere vorbestimmt, man findet alle nur möglichen Modalitäten des Zusammenschlusses. Cysten in mehr oder minder weit fortgeschrittenen Entwicklungsstadien zeigen

die leeren Stielhüllen an entgegengesetzten Enden oder in verschiedenen Winkeln zueinander. In manchen Fällen wird der Anstoß zum Zusammenschluß aber bereits gegeben, wenn die Parasiten noch mit ihrem Stielfortsatz dicht aneinander gelagert in der Wirtszelle stecken. So beobachtete ich eine Syzygie, an der die leeren Pseudomeritenhüllen noch senkrecht zur Längsachse der Cyste festhaftend, nebeneinander im Plasma einer Epithelzelle eingebettet lagen.

Nicht jede zufällige Berührung führt aber zur Cystenbildung. Die Berührungsflächen markieren sich nämlich am Lebenden als helle, linsenförmige Stellen, die von den Körnern des Plasmas frei sind. Zunächst faßte ich diese Partien auf als den Ort, wo ursprünglich der Stielfortsatz ansaß. Befunde am fixierten Material belehrten mich aber, daß die linsenförmigen Partien fein verdichteten Protoplasmas, die den im Leben hyalin scheinenden Stellen entsprechen, am entgegengesetzten Ende liegen können, wie die noch anhaftenden leeren Stielhüllen. Gleiche Plasmaverdichtungen, wahrscheinlich rein mechanischer Entstehung, wurden ja schon häufig bei den Berührungsflächen der Eugregarinen beschrieben und verleiteten die älteren Autoren zur Annahme eines Substanz austausches. Ebenso sind sie von den Blastomeren sich furchender Eier bekannt. Diese Stellen nun findet man vielfach am kugeligen Einzelindividuum, und daß hier nicht eine künstliche Trennung der Syzygiten durch die Art der Untersuchung oder des Ausstriches vorliegt, beweisen Schnittpräparate ganz gebliebener *Culex*-Larvendärme. Man muß also annehmen, daß nach zeitweiliger Aneinanderlagerung die Individuen sich wieder getrennt haben. In einem Fall konnte ich am Lebenden beobachten, wie zwei kugelige Exemplare, deren jedes in geringer Entfernung voneinander eine derartige helle Berührungspartie aufwies, an anderer Stelle leicht aneinander lagen. Dieser Kontaktbezirk vergrößerte sich allmählich unter Abflachung der Syzygiten, und nun schien es, als glitten die nahegelegenen hellen Stellen in entgegengesetzter Richtung aufeinander zu, der Berührungsfläche entgegen, bis sie diese, jetzt eng aneinander liegend völlig einnahmen. Schließlich sah es so aus, als seien die hellen Partien an Ort und Stelle entstanden. Leider konnte ich dieses Syzygienexemplar nicht bis zur Bildung der Cystenmembran verfolgen, es starb vorher ab.

Hin und wieder findet man drei und mehr Individuen in enger Berührung. Die Bildung einer entwicklungsfähigen Tri- oder Polysyzygie, welche erstere KEILIN bei *Caulleryella aphiochaetae* beschreibt und abbildet, ließ sich niemals beobachten.

Cystenmembran.

Die Ausbildung der Syzygienhülle erfolgt bei unserem Objekt in merkwürdiger Weise. Bei allen übrigen Gregarinen wird die Ausscheidung einer einheitlichen, mehr oder minder zarten, doppelten oder einfachen Membran beschrieben. Im Gegensatz dazu ist die dünnwandige Cyste der *Caulleryella pipientis* deutlich zweiteilig. So weit aus der schematischen Abbildung KEILIN'S zu ersehen ist, wird auch bei *Caulleryella aphiochaetae* eine einheitliche Cyste gebildet. Wie die Figg. 19 u. 20, Taf. 5 zeigen, umschließen die zarten Hüllen unserer Form jeden der beiden Syzygiten einzeln, so daß diese durch eine, bei jeder mikroskopischen Höheneinstellung sichtbare Membranebene getrennt bleiben. Offenbar besitzen also auch die sich berührenden Oberflächen der Syzygiten die Fähigkeit, eine Hülle auszuschcheiden. Die trennende Membran ist also wahrscheinlich doppelt, was sich aber bei der Zartheit des Gebildes nicht nachweisen läßt. Zur Charakteristik dieser, vom normalen Typus abweichenden Cystenbildung muß ich hier schon vorgreifend ihr weiteres Schicksal erwähnen. Solange die Syzygitenkörper noch ihre einheitliche Form behalten, d. h. solange noch keine Gameten gebildet werden, läßt sich die Trennungsmembran unverändert feststellen. Sind aber die Gameten fertig und zur Copulation bereit, so verschwindet sie, offenbar durch Lösung. Daß sie nicht erst durch die copulierenden Gameten aktiv durchbrochen wird, konnte ich an Stadien feststellen, in denen die Gameten beider Cystenhälften noch gesondert an ihrer ursprünglichen Stelle lagen, die Membran aber nicht mehr vorhanden war. Als einzigste Andeutung ihrer ursprünglichen Existenz verbleibt an der jetzt erst einheitlichen Cyste nur ein feiner Ring, der auch auf späteren Stadien bei höchster Einstellung noch sichtbar ist. Eine ähnliche, in beiden Syzygiten getrennte Cystenausscheidung ist bei anderen Gregarinen noch nicht beobachtet worden. Auch nicht bei Formen, die wie *Caulleryella* eine sehr dünne Cyste besitzen, deren etwa vorhandene Trennungsmembran leicht gelöst werden könnte oder auch ohne eine voraufgehende Resorption den copulierenden Gameten wohl kaum großen Widerstand entgegensetzen würde. Es ließe sich ja denken, daß ein verschiedener Bildungsweg eingeschlagen würde bei Gregarinen mit dicken, gar doppelten und solchen mit dünnwandigen Cysten. Meist aber wird die Bildung der Cyste so beschrieben, wie sie CUÉNOT 1901 für *Monocystis* darstellte. Die Tiere verkürzen

sich und kugeln sich ab. In diesem Augenblicke soll die Cystenmembran ausgeschieden werden, die bei den meisten Eugregarinen aus einer äußeren dicken und einer inneren zarten Schicht zusammengesetzt ist. Die beiden Sycygiten verringern ihr Volumen während oder nach der Ausscheidung der Cyste, denn zwischen dieser und den Gregarinen bleibt ein freier, mit einer Flüssigkeit erfüllter Raum.

Den Augenblick der Cystenentstehung konnte ich bei *Caulleryella* nicht festlegen. Lebendbeobachtungen gelangen mir nicht, und aus Präparaten, wie in Fig. 16, in denen bereits Kernteilungen vor sich gehen, während keine Syzygienhülle nachweisbar ist, kann man keine Schlüsse ziehen, weil in Schnitten die Membran hin und wieder nicht oder nur unvollständig zu erkennen ist.

Kernteilungen.

Stadien, in welchen die Kerne der beiden Syzygiten sich zu ihrer ersten Teilung vorbereiten, fehlen mir leider. Als frühestes Kernvermehrungsbild fand ich eine erste Teilungsspindel in später Anaphase (Fig. 16, Taf. 5). Hier ist noch im Gegensatz zu dem ähnlichen Stadium bei der Schizogonie in Fig. 7, Taf. 4 eine Kerngrenze zu erkennen, wenngleich die Membran nicht mehr sichtbar ist, und der Kernraum ist noch erfüllt von feinmaschiger Netzstruktur, in welcher der unveränderte Binnenkörper lagert. Die Spindel gleicht völlig der bei der Schizogonie bereits beschriebenen. Die dunklen Massen an den Polen sind hier weniger kompakt. Es ist schwer zu entscheiden, ob die an den Seiten der Spindel gelegenen stark gefärbten Körper verdichtete Chromosomen sind oder ob sie Teile der unregelmäßig geformten Polmassen darstellen. Auch aus diesem Bilde geht die Persistenz des zweiten Körnchens nicht hervor. Im unteren Syzygiten ließ sich eine typische Spindel nicht nachweisen. Ich halte es aber für möglich, daß hier anormale Entwicklung vorliegt. Das Plasma beider Syzygiten ist angefüllt mit großen Reservestoffkugeln und den schon oben erwähnten dunklen Fäden. Der Binnenkörper des ersten Kernes wird auch bei der Sporogonie in das Cytoplasma ausgestoßen und dort allmählich resorbiert. Das späteste Stadium, in dem ich ihn noch zweifelsfrei auffinden konnte, zeigte 22 Kerne, die auf jeden Syzygiten ungefähr gleich verteilt waren. Wir sahen auch bei der Schizogonie die letzten Reste des Binnenkörpers zwischen einer Anzahl von ungefähr 11 Kernen liegen. Ob man aus dieser Tatsache auf ein etwa gleiches Kernteilungstempo bei der schizogonen und gamononen Ver-

mehrung schließen darf, bleibt dahingestellt. Es wäre auch denkbar, daß die Resorption des ersten Binnenkörpers nicht zeitlich bedingt ist, sondern von physiologischen Zuständen, die abhängig sind von der Masse der entstehenden Kerne.

Meist erfolgen die ersten Teilungen in beiden Syzygiten gleichzeitig. Die entstandenen Tochterkerne treten nun in ein Ruhe-stadium. Auch hier ist, wie bei der Schizogonie, die chromatische Substanz in körnig fädiger Anordnung im Kernbläschen verteilt, das außerdem einen nicht immer einheitlichen Binnenkörper enthält. In Stadien von noch geringer Kernzahl können aber auch Ruhezustände auftreten, in denen im Kern keine deutlich dunkel gefärbten Fäden liegen, sondern nur der Binnenkörper und ein, im Verhältnis zu diesem, ziemlich großes zweites Körnchen. Daneben können wenige blaß gefärbte, zu sehr dünnen Fäden aufgereichte chromatische Substanzen den Kern durchziehen. Wahrscheinlich liegt dieser Zustand, der in dem rechts oben liegenden Kern in Fig. 19 wiedergegeben ist, zeitlich vor demjenigen, wo chromatische Stränge deutlich hervortreten.

Bei den weiteren Kernteilungen konnte ich an Total- und Schnittpräparaten deutlich kinetische Zentren feststellen. Sie sind vom selben Typus, wie sie LÉGER bei *Schizocystis* darstellt, und sie auch bei den Eugregarinen häufiger vorkommen. Als typischer „Attraktionskegel“ mit äußerst feiner, nur bei schärfster Beobachtung erkennbarer faseriger Differenzierung und einem winzigen dunkel färbbaren Pünktchen an der Spitze des Kegels, treten sie auf der Kernmembran hervor. Offenbar zunächst in Einzahl, wie Fig. 19 in dem größten Kern links unten zeigt. Bei der Vorbereitung zur Teilung scheint sich der Kern ein wenig in die Länge zu strecken. Eine Teilung des Centroconus und Bewegung längs der Kern-peripherie zum entgegengesetzten Pole, ließ sich an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht nachweisen. Es bleibt also unentschieden, ob die beiden Centrosome durch Teilung aus ursprünglich einer Anlage hervorgehen oder ob sie gesondert an zwei entgegengesetzten Stellen der Kernperipherie auftreten. Wäre letzteres der Fall, so müßten sie wohl in geringem zeitlichen Abstand entstehen, da man Kerne mit zweifellos nur einem Centroconus antrifft. Eine solch ungleichzeitige Ausbildung ist nicht sehr wahrscheinlich, und ich glaube eher, daß der eine Attraktionskegel sich verdoppelt.

Zwischen den Centrosomen bilden sich nun die Kernspindeln aus, in der uns von der ersten Teilung her bekannten Form. Fig. 17,

nach einem Schnittpräparat angefertigt, zeigt im unteren Syzygiten links eine beginnende Anaphase, rechts ein Stadium, das ich als das Ende einer soeben vollzogenen Teilung ansehe; im oberen Syzygiten links einen Kern, in dem die chromatische Substanz im Begriff ist, sich in die Äquatorialebene der Spindel zu begeben, während sie im rechten Kern dort bereits Chromosomengestalt angenommen hat und die Kernmembran in Auflösung gerät. Der Binnenkörper nimmt dieselbe Lage ein wie bei der ersten Teilung, so daß er wahrscheinlich ebenfalls ins Cytoplasma ausgestoßen wird, um dort bald zu verschwinden. Auch hier treten während der Kernteilungen im Plasma dunkel gefärbte Substanzen als Brocken, Stäbchen und Körnerfäden auf.

Das Vermehrungstempo ist in beiden Syzygiten meistens gleich; sie differieren höchstens um eine Kernteilung. Sind in jedem Syzygiten ungefähr 6—8 Kerne gebildet, so streben sie der Oberfläche des Gamontenkörpers zu.

Bevor wir nun die weitere Entwicklung verfolgen, will ich hier kurz eine abweichende Bildung erwähnen, die ich in wenigen Fällen beobachten konnte.

Solitärentwicklung.

Zwei dicht aneinander gelagerte, an der Berührungsfläche abgeflachte Exemplare, die sich anscheinend zur Syzygienbildung zusammengeschlossen haben, bilden nicht immer eine normale Cyste aus. Textfig. E zeigt einen Fall, in dem der eine Syzygit eine normale Kernteilung aufweist, während der andere weder einen Ruhekern noch ein Teilungsstadium enthält. Der Kern scheint hier aufgelöst, degeneriert zu sein. In beiden Syzygiten liegen die eigenartigen Brocken und Fäden; der sich normal entwickelnde enthält deren aber mehr. Eine Cysten-hülle fehlt. Über Schicksal und Bedeutung solcher Ausnahmefälle kann man verschiedene Vermutungen aufstellen. Denkbar wäre, daß, wenn der eine Syzygit in seiner normalen Entwicklung versagt, der andere sich zum Schizonten

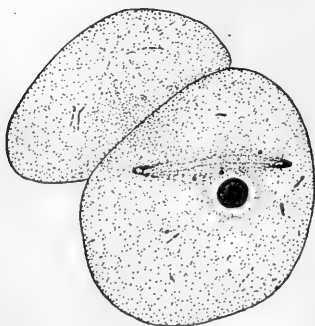


Fig. E.

deutung solcher Ausnahmefälle kann man verschiedene Vermutungen aufstellen. Denkbar wäre, daß, wenn der eine Syzygit in seiner normalen Entwicklung versagt, der andere sich zum Schizonten

umwandelt und auf ungeschlechtlichem Wege Keimlinge hervorbringt. Andererseits könnte der entwicklungsfähige Syzygit normale Gameten produzieren, die miteinander copulierend eine geringere Anzahl Sporen entstehen lassen. Ich fand zuweilen spätere Stadien mit anormal wenig Sporoblasten und deutlichen Anzeichen einer pathologischen Entwicklung. Die Cyste hatte nicht die typische ovale Form, und die wenigen, 4 bis 5 Sporoblasten lagen zwischen ungewöhnlich großen Restkörpern. Vielleicht könnten diese abweichenden Bildungen mit einer derartigen Solitärentwicklung in Zusammenhang gebracht werden. Eine dritte, mir aber unwahrscheinlich dünkende, Möglichkeit wäre eine parthenogenetische Entwicklung von Sporen in den sich vermehrenden Syzygiten, wie LÉGER sie für *Ophryocystis* beschreibt in Fällen, wo der eine Partner mit der Ausbildung der Gameten in zeitlichem Rückstand ist. Ich hatte nicht das Glück, diese abweichenden Fälle im Leben beobachten und ihr weiteres Schicksal verfolgen zu können.

Gameten.

Die Ausbildung der Gameten erfolgt, wenn in beiden Syzygiten eine bestimmte Kernzahl erreicht ist. Die Kerne liegen gleichmäßig an der Peripherie der Gamonten verteilt und sind hier vom normalen Cytoplasma umgeben. Sie lagern also nicht in einer Zone anders beschaffenen Protoplasmas, wie es bei den Actinocephaliden beobachtet wurde. Die Abschnürung der Gametenkörper beginnt mit einer leichten Einbuchtung des peripheren Gamontenplasmas in der Umgebung der Kerne. Ob diese zunächst seichten Furchen in einer Richtung verlaufen, die bestimmt wäre durch die Richtung der letzten Teilungsspindel, ließ sich im Leben nicht beobachten. Offenbar wird die Furchung durch die Anzahl der Kerne ausgelöst.

Die Vorgänge sollen hier zunächst beschrieben werden, wie ich sie an einer lebenden Cyste verfolgen konnte, die im oberen Syzygiten anfänglich 5, im unteren 6 Kerne als deutlich lichtbrechende Kugeln aufwies. Wenige Minuten später entstanden hier zwei tiefe Einkerbungen, durch die um zwei der Kerne ungleiche Plasmaportionen abgesondert wurden, die noch in breiter Basis mit dem übrigen Syzygitenkörper verbunden waren. Die Furchen verschwanden darauf wieder, und der Syzygit nahm seine ursprüngliche Form an. 10 Minuten später bildeten sich nun in beiden Syzygiten tiefe Einschnitte aus, nachdem mittlerweile deutlich je

8 Kerne sichtbar geworden waren. Diese Furchen blieben aber nicht in ihrer anfänglichen Lage; das ganze Plasma geriet in wogende Bewegung, so daß sich das Bild dauernd änderte. Ich konnte in den mehrmals beobachteten Fällen nicht entscheiden, ob die an ihrer freien Oberfläche kugeligen Abschnürungen jeweils wieder verschwinden und an anderer Stelle neue dafür auftauchen, oder ob sie bestehen bleiben und nur durch das heftige Wogen des Plasmas ihre Lage ändern. Es ist in diesem Bewegungszustande nicht möglich, die Kerne immer deutlich zu erkennen, so daß man durch ihre Lage die Beständigkeit einer einmal erfolgten Plasmaabschnürung nachweisen könnte. Ich halte es aber für möglich, daß sie zunächst noch nicht von Dauer sind, sondern kommen und gehen, bis ein endgültiger Ruhezustand eingetreten ist. Leider gelang es mir nicht, die schließliche Festlegung und Ausbildung der Gameten zu verfolgen. Das Präparat starb ab, die Furchen verzogen sich, die lichtbrechenden Kerne wurden trüb und verschwanden. Es scheint hier also, als ob die Achtzahl der in jedem Gamonten entstandenen Kerne die Sonderung der Plasmakörper auslöse. Wie wir sehen werden, ist dieses auch die Zahl der später jeweils miteinander copulierenden Gameten.

Während ich nur in seltenen Fällen die normalerweise wohl rasch verlaufende Ausbildung der Gameten im Leben beobachten konnte, fand ich massenhaft Cysten, in denen sich die Abkugelungen der Gameten bereits endgültig vollzogen hatten. Die ursprünglichen Gamontenkörper sind dabei gänzlich in Teilstücke zerfallen, und die 16 großen kugeligen Gameten, deren jeder einen stark lichtbrechenden Kern enthält, treten nun deutlich hervor (Textfig. F). Daneben erscheinen aber peripher gelagerte Plasmakörper in wechselnder Zahl und weniger scharf umgrenzter Gestalt. In diesen Körpern lassen sich zuweilen Kerne feststellen, die aber weniger klar und lichtbrechend sind, als die der Gameten.

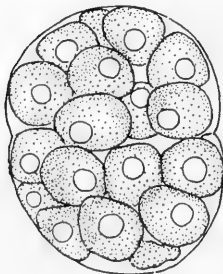


Fig. F.

Von den bisher beschriebenen Verhältnissen weichen nun die Befunde am konservierten Material ab. Man beobachtet hier sehr häufig Cysten, die in beiden Syzygiten mehr als 8 Kerne enthalten, und doch deuten noch keinerlei Furchen eine Aufteilung der Gamontenkörper an. Fig. 20, Taf. 5 stellt ein solches Stadium dar, in

dem nicht alle je 11 vorhandenen Kerne eingezeichnet sind. Bei einer schwankenden Anzahl von 22—26 Kernen findet man dann Auftreten der Plasmafurchen und fortschreitende Abkuglung der Gameten. Mittels eingehender, an vielen Exemplaren wiederholter Zählungen und Messungen versuchte ich, irgendwelche Struktur- oder Größendifferenzen zwischen den vorhandenen Kernen aufzufinden, derart, daß vielleicht 8 davon durch besondere Merkmale ausgezeichnet seien. Sie führten aber zu keinem Ergebnis. Es läßt sich hier nichts zahlenmäßig bestimmen, denn etwa vorhandene Unterschiede sind zu gering und wechselnd, um darauf eine Aussage begründen zu können.

Ein Stadium, in dem die Abschnürung der Gameten schon deutlich ist, ihre Plasmakörper aber noch durch den Rest des ursprünglichen Gamontenplasmas zusammenhängen, ist in Fig. 21 dargestellt. Fig. 22 zeigt dann die vollständige Individualisierung der Gameten. Hier verschwindet nun die trennende Membranebene zwischen den Syzygiten, so daß die 22—26 kernhaltigen Plasmakörper frei im Cystenraum liegen.

Da ich anfänglich nur auf das Studium fixierter Präparate angewiesen war, suchte ich eine Deutung zu finden für diesen Überschuß von 6—10, in den meisten Fällen aber 8 Gameten, nachdem ich festgestellt hatte, daß gewöhnlich nur 16 Gameten paarweise miteinander copulieren. Häufig, jedoch nicht durchweg, fand ich die Gameten in der einen Cystenhälfte etwas dichter gedrängt als in der anderen. Dadurch gelangte ich zu der Vermutung, daß vielleicht die Kerne des einen Syzygiten noch eine weitere Teilung erleiden und hierdurch zu Mikrogameten würden. Damit wäre ein geschlechtlicher Dimorphismus der Gamonten gegeben. Allerdings müßte dann bei der verhältnismäßig geringen Zahl und beträchtlichen Größe der Kerne ein Größenunterschied deutlich werden. Außerdem wird diese Möglichkeit dadurch hinfällig, daß in Stadien, wo die Syzygiten noch deutlich gesondert sind, und die Furchung noch nicht oder eben erst begonnen hat, in beiden Gamonten mehr als 8 Kerne liegen können. Man muß sich also vorstellen, daß eine um ein Mittel schwankende Anzahl von Kernen gebildet wird, von denen 16 nur im Leben äußerlich als die eigentlichen Gametenkerne kenntlich sind, während die übrigen als somatische Kerne schließlich degenerieren.

Gametencopulation.

Sobald nun die Copulation der Gameten eingetreten ist, sieht man auch im konservierten Material die somatischen Körper deutlich von den generativen gesondert. Die überzähligen, von ungleichen Plasmakörpern umgebenen Kerne liegen an der Oberfläche der Membran an, während die Gameten frei im Cystenraum miteinander verschmelzen. Fig. 23 zeigt den Augenblick der Copulation. Die Cyste ist hier in Querstellung getroffen, die Körperrumrisse der Zygoten sind nur schwach zu erkennen und die Restkörper heben sich nicht hervor. Um so klarer zeigt dieses Exemplar aber die Kernverhältnisse. Aus den in meinen Präparaten zahlreichen ähnlichen Stadien geht hervor, daß sich die Kerne vor Eintritt der Copulation erheblich vergrößern. Die Zunahme des Kernvolumens bedeutet jedenfalls eine Anreicherung des Zellsaftes. Aber auch die Masse der chromatischen Substanzen scheint sich vermehrt zu haben, wie aus dem Vergleich normaler Gameten mit den in Fig. 23 unten dicht nebeneinander liegenden, noch unverschmolzenen Kernen eines bereits einheitlichen Plasmakörpers hervorgeht. Allerdings könnte das auch auf Quellungsprozessen und damit verbundener Auflockerung der Substanz beruhen. Der Binnenkörper behält dagegen ungefähr gleiche Größe. Wir finden hier alle Stadien der Karyogamie. Rechts oben sind zwei Kerne im Begriff zu verschmelzen. Die Trennungsfläche ist noch leicht angedeutet, die Binnenkörper sind gesondert. Eine nächste Stufe zeigt das bereits einheitliche Syncaryon in der Mitte oben, während in den darunter liegenden Zygoten auch die Binnenkörper sich schon zu einer Kugel von doppeltem Volumen vereinigt haben. Ob auch die chromatischen Substanzen miteinander verschmelzen, ist nicht festzustellen; wahrscheinlicher aber ist, daß sie sich nur untereinander mengen, wie CUÉNOT das auch für die Syncarien der Regenwurmmonocystideen angibt. Die zweiten Körnchen sind während dieser Vorgänge im Kern nicht aufzufinden, jedenfalls lassen sie sich nicht von den übrigen färbbaren körnigen Substanzen unterscheiden, auch dann nicht, wenn in den nun eintretenden Ruhestadien der Syncarien das Kernvolumen allmählich wieder abnimmt.

Sehr hübsch ließ sich die Copulation der Gameten am lebenden Material verfolgen. Ich fand da eine Cyste, in der zwei Gameten sich schon zu einer Zygote vereinigt hatten, die beiden Kerne aber noch getrennt lagen. Die übrigen Gameten dagegen glitten in lang-

samer, anscheinend rotierender Bewegung aneinander vorbei, als suchten sie den geeigneten Partner. An dieser Bewegung beteiligten sich alle Gameten, also nicht etwa, daß sich ein Teil, der weibliche passiv, der andere, männliche, aktiv bei diesem Aufsuchen verhielte. Die überzähligen somatischen Körper, die ich von jetzt an als Restkörper bezeichnen will, lagen während dessen unverändert der Cystenmembran an. Irgendwelche Bewegungsorganellen sind an den Gameten nicht zu erkennen, so daß ihre Ortsveränderung vielleicht der mancher Blastomeren in sich furchenden Eiern zu vergleichen ist. Man könnte auch annehmen, daß an der Oberfläche der Gameten Diffusionsströmungen auftreten, die eine langsam rotierende Fortbewegung veranlassen. Welches Moment den Anstoß zu solchen Vorgängen geben sollte, ob hier gegenseitige chemotactische Reizwirkungen von den Gameten ausgehen, bleibt eine ungelöste Frage. Nebestehende schematische Textfig. G a, b, c sollen meine Beobachtungen bei der Vereinigung der Gameten wiedergeben. Um 5 Uhr 7 Min. zeichnete ich die erste Skizze, 5 Uhr 16 Min. waren bereits

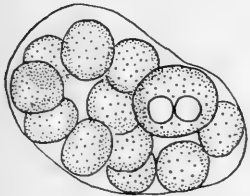


Fig. G a.

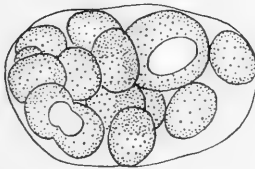


Fig. G b.

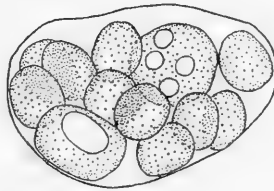


Fig. G c.

die nebeneinander liegenden Kerne der ersten Zygote verschmolzen, die Lage der übrigen Gameten hatte sich geändert, und zwei davon begannen sich zu vereinigen. 5 Uhr 28 Min. war diese Verschmelzung vollzogen, die Lage der anderen Zellen hatte sich wiederum geändert und in den zuerst entstandenen Sporoblasten wurden 5 Uhr 36 Min. bereits vier Kerne sichtbar. Die Teilungen, die mir hier bei Beobachtung der Karyogamie in der unteren Zygote entgangen waren, scheinen sich also sehr rasch vollzogen zu haben. In den Kernen waren die Binnenkörper nicht sichtbar. Ihr deutliches Auftreten wechselte im lebenden Material überhaupt sehr, ohne daß ich dafür irgendeine Regel angeben könnte. Bei diesen eilig entworfenen Skizzen zeichnete ich die Kerne der nicht in Copula befindlichen Gameten nicht ein. Die weitere Entwicklung ließ sich nicht mehr

verfolgen, da das Präparat abstarb. Ich halte es auch für möglich, daß die zeitliche Differenz in der Copulation und Ausbildung der Sporoblasten, die in fixierten Präparaten nie so auffällig ist, die Folge ungünstiger Bedingungen sein kann, da die Vorgänge unter Immersion beobachtet werden mußten.

Als nächste Stadien findet man nun die gewöhnlich acht Zygoten in der Cyste liegen. Zuweilen können aber auch sieben und neun Copulae (entsprechend also auch Sporocysten) auftreten. Bei Durchsicht von 110 Exemplaren ergaben sich 15 % derartige Abweichungen. wovon $3\frac{1}{8}$ % auf siebenzählige, $9\frac{3}{8}$ % auf neunzählige Cysten entfielen. Die kernhaltigen Restkörper, deren Zahl sehr schwankt, soviel ich sehen konnte die sechs aber nie überschreitet, liegen nun der Cystenhülle eng an. Ein ungleich begrenzter keilförmiger Teil ihres Plasmakörpers drängt sich dabei in die Lücken zwischen den Sporoblasten. Fig. 24 gibt ein derartiges Bild bei hoher Einstellung wieder. Hier zeigt die Cyste noch oberflächlich die ursprüngliche Trennungsmembran. Die kugeligen Sporoblasten enthalten schon je drei Kerne. Die rasch aufeinander folgenden Teilungen vollziehen sich in den acht Sporoblasten meist gleichzeitig. Der Teilungsvorgang selbst ist in den Präparaten selten sichtbar, und dann wegen seiner Kleinheit schwer zu erkennen. Jedenfalls verläuft er mitotisch. Die Ruhekerne enthalten den Binnenkörper, färbbare Fäden und das zweite Körnchen. Auch hier beobachtet man, daß überall dort, wo das zweite Körnchen einheitlich, verhältnismäßig groß in ungefähr gleichem Abstand von Binnenkörper und Kernmembran liegt, die dunkel färbbaren Fäden zurücktreten, die wiederum deutlicher werden, wenn das zweite Körnchen strangförmig oder zweigeteilt der Membran anliegt. In den Stadien, die der fertigen Ausbildung der Sporozoitenkerne unmittelbar vorausgehen, sind allerdings die chromatischen Fäden überhaupt nicht mehr zu erkennen, gleichgültig, in welchem Zustande sich das zweite Körnchen befindet. Der Grund hierfür mag in der Kleinheit dieser Kerne zu suchen sein.

Die Kerne der Restkörper zeigen meist Merkmale der Degeneration. Zuweilen sind sie noch rings von einer Membran umgeben. Öfter aber ist diese schon stellenweise oder völlig verschwunden, und der Kern hat eine unregelmäßige Form angenommen. Der Binnenkörper ist fast stets vorhanden, kann aber bröcklig zerfallen, während die färbbaren Fäden zugenommen und sich unregelmäßig verteilt haben.

Sind nun die acht künftigen Sporozoitenkerne entstanden, so streben sie der Peripherie der Sporoblasten zu, um sich dort an einem oder seltener zwei entgegengesetzten Polen anzuordnen. Das Plasma verdichtet sich in dieser Zone, und es beginnt jetzt die Formung der Sporozoiten.

Sporocysten und Sporozoiten.

Zunächst treten kurze Furchen auf, welche die dicht oberflächlich gelagerten Kerne nebst kleinen Plasmaportionen voneinander trennen. Die Kerne sind von einer kaum sichtbaren Membran umgeben und enthalten den Binnenkörper und das noch auseinandergezogene gänzlich geteilte oder nahezu einheitliche zweite Körnchen. Das Plasma ist in der Umgebung der Kerne fein strukturiert bis hyalin, wie es in Fig. 25 wiedergegeben ist. Die weitere Entwicklung zeigt Fig. 26. Hier sind die Furchen bereits tiefer gegangen, und es bildet sich die sichelförmige Gestalt der Sporozoiten aus, wobei das Plasma der ursprünglichen Sporoblasten allmählich aufgebraucht wird. Vorerst nimmt dieses noch als Restkörper den größten Raum der Sporocyste ein. In den Kernen ist das zweite Körnchen entweder kugelig, oft aber ein wenig schüsselförmig abgeflacht, und kommt an Größe dem Binnenkörper nahezu gleich. Während der Restkörper nun zusehends kleiner wird, wachsen die Sporozoiten zu ihrer endgültigen Form heran. Sind sie fertig entwickelt, so liegt das Bündel der acht Keimlinge mit ihren schmal zulaufenden Vorderenden eng um den übrigbleibenden kleinen, scharf kugelig begrenzten Restkörper (Fig. 27). Am konservierten Material läßt sich eine Sporocystenhülle fast nie, oder nur in kurzen, den Sporenbündeln noch anhängenden, Stückchen auffinden, sodaß ich zunächst glaubte, daß die *Caulleryella pipientis* überhaupt keine typische Sporocyste ausbildet. Erst die Lebendbeobachtung lehrte die tatsächliche Existenz einer allerdings äußerst zarten Hülle, die bei der geringsten Schädigung durch Druck oder Reibung an der Unterfläche zerplatzt und dann meist spurlos verschwindet (Textfig. Ha u. b).

Die Cysten mit fertigen Sporen fallen im Leben unter allen übrigen Stadien sofort auf durch die regelmäßige Form der Sporenbündel mit ihren stark lichtbrechenden, scharf hervorspringenden kugeligen Restkörpern. Auch in diesen Stadien findet man noch die bei der Gametenbildung entstandenen somatischen Restkörper mit den Spuren ihrer degenerierten Kerne. Hier nun, wenn die

Cyste reif ist zur Vermittlung neuer Infektionen, treten diese Restkörper in Tätigkeit. Da ich stets feststellen konnte, daß sie peripher in unmittelbarer Berührung der Cystenmembran liegen, kam ich schon auf Grund des fixierten Materials zur Vermutung, daß die Restkörper als cystensprengende Apparate funktionieren könnten. Durch viele Beobachtungen am Lebenden ließ sich das auch bestätigen.

Die vorher an allen Entwicklungsvorgängen innerhalb der Cyste unbeteiligten Restkörper zeigen plötzlich eine starke Plasmabewegung.

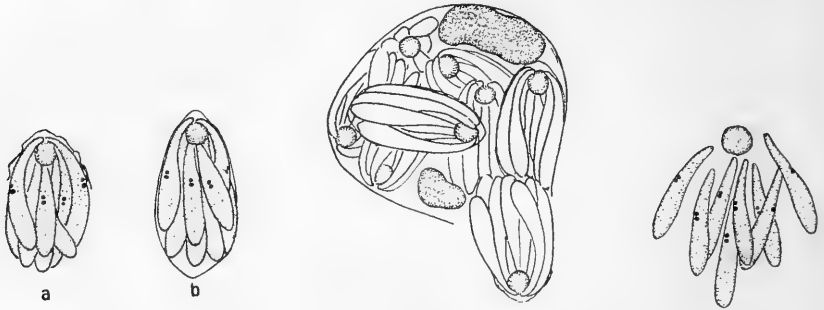


Fig. H.

Fig. J.

Fig. K.

Lichtbrechende Körnchen und Einschlüsse des Protoplasmas strömen und wirbeln durcheinander, und das Volumen der Restkörper nimmt rasch zu, wie es in Textfig. J zu sehen ist. Offenbar handelt es sich um Quellungsvorgänge. Ist hierdurch die Spannungsgrenze der Cystenmembran erreicht, dann platzt sie, meist in unmittelbarer Nähe eines der aufgequollenen Restkörper, und die Sporen treten aus, wobei sie in normalen Fällen zunächst von ihrer feinen Sporocyste eingeschlossen sind. Wird diese mit dem Kot der Culexlarve in das umgebende Wasser entleert und von einem neuen Wirtstier gefressen, so löst sich die Sporocystenmembran anscheinend sofort in dessen Darmsaft, denn nie fand ich frisch infizierte Tiere mit noch unzerstörten Sporenhüllen (Textfig. K). Hier nun tritt auch der Sporenrestkörper in Funktion, indem er durch Quellung das Auseinanderfallen des Sporozoitenbündelchens veranlaßt.

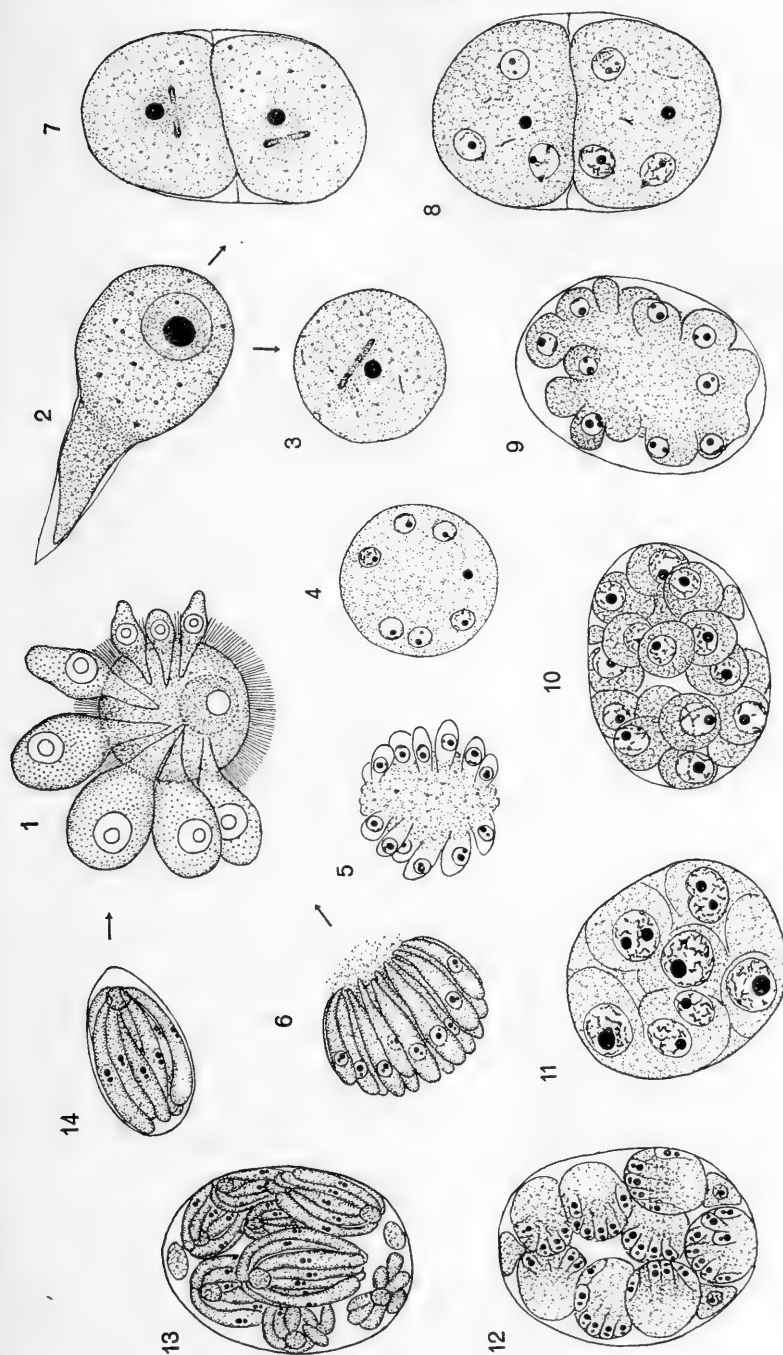


Fig. 1. Zeugungskreis von *Caulleryella pipientis* n. sp., halbschematisch. 1 Darmzelle von Caulleryellen befallen. 2 Vegetatives Stadium. 3—6 Schizogonie. 7—10 Gametenbildung. 11 Gametencopulation. 12—14 Sporenbildung.

Allgemeiner Teil.

Infolge der Kriegsverhältnisse war mir die neuere ausländische Literatur nicht zugänglich. So weiß ich nicht, ob der kurzen Mitteilung, die KEILIN in: CR. Soc. Biol. vom Mai 1914 veröffentlichte, noch eine eingehendere Arbeit über *Caulleryella aphiochaetae* gefolgt ist. Kürzlich machte mich Herr Prof. BRESSLAU darauf aufmerksam, daß auch EDMOND HESSE eine *Caulleryella* in Schnakenlarven und zwar in denen der *Anopheles* aufgefunden hat. Bisher war ich noch nicht in der Lage, die Mitteilungen HESSE's, die in: CR. Acad. Sc. Paris vom April 1918 erschienen ist, selbst zu lesen. Aus einem kurzen Referat in den Tropical Diseases Bulletin 1919, Vol. 13, Nr. 1, glaube ich aber schließen zu dürfen, daß die *Caulleryella anophelis* nicht mit unserer Form identisch ist. Die Parasiten sollen sich zwischen dem Epithel und der muskulösen Außenschicht des Schnakendarms aufhalten, eine Lage, die sich bei *Caulleryella pipientis* nicht beobachten läßt. Auch scheinen die Maße des Parasiten kleiner zu sein. Da BRESSLAU in Larven der *Culiceta annulata* ebenfalls eine *Caulleryella* fand, die sich von der der *Culex pipiens*-Larven unterscheidet, so ist es wahrscheinlich, daß die Larven der verschiedenen Schnakenarten jeweils ihre spezifische Schizogregarinenform beherbergen.

Zur Feststellung der Zugehörigkeit unseres Parasiten zur Gruppe der Caulleryelliden will ich mich nun an die Darstellung KEILIN's vom Entwicklungszyklus der *Caulleryella aphiochaetae* halten, aus der die nahe Verwandtschaft der Formen klar hervorgeht. Das ausgewachsene Tier sieht allerdings anders aus, wenn auch nach den stark schematisierten Abbildungen KEILIN's sich wenig darüber sagen läßt. Er bezeichnet seine Species als monocystide Schizogregarine. Wenn auch das Vorderende leicht verjüngt erscheint, besteht doch jedenfalls nicht eine solch charakteristische Differenzierung des Haftorgans wie bei *Caulleryella pipientis*. Freilich hat das Vorderende der *Caulleryella aphiochaetae* auch nicht die gleiche Aufgabe zu erfüllen wie der Pseudomerit unserer Form. Der junge Parasit soll nicht in die Epithelzellen selbst eindringen, sondern er bohrt sich zwischen die Zellen des Epithels ein und drängt diese beim Heranwachsen auseinander, so daß der Anschein einer intracellularen Infektion erweckt wird. Zu Beginn der Schizogonie soll die Gregarine allerdings mit ihrem Vorderende in der Wirtszelle selbst stecken, während der größere Teil des Körpers frei in das Lumen des Darmes

herausragt. Wie und wann der zunächst zwischen den Zellen liegende Parasit schließlich teilweise in die Epithelzelle gelangt, ist aus der kurzen Darstellung nicht zu ersehen. Der Kern teilt sich 4mal und liefert so 16 Merozoitenkerne. Der Binnenkörper des ersten Kernes wird noch vor Eintritt des Kernteilungsvorganges in das Plasma ausgestoßen, wo er später degeneriert. Die gebildeten 16 Merozoiten suchen die ihnen zunächst liegenden Teile des Epithels auf und bohren sich zwischen dessen Zellen ein. Vor Eintritt der Sporogonie wird die Kernmembran des vegetativen Tieres teilweise gelöst, das Caryosom tritt in das Plasma aus, um dort resorbiert zu werden. Das Chromatin ordnet sich in Spiremform an. Darauf erfolgt die Syzygienbildung. Jeder Gamont liefert mittels mitotischer Kernteilung acht Gametenkerne. Auf diese Weise entstehen 16 kugelige Gameten, zwischen denen protoplasmatische Reste und die beiden ausgestoßenen Nucleolen liegen. Isogame Gametencopulation liefert 8 Sporocysten, die ihrerseits durch dreifache Kernteilung je 8 Sporozoiten entstehen lassen.

Der Verfasser stellt fest, daß der Parasit durch die Art seiner geschlechtlichen Vermehrung einen Übergang bildet zwischen den Gruppen der Monosporidien und Polysporidien, in welche LÉGER die Schizogregarinen einteilte. Durch den extracellulären Schizonten nähert er sich den Ophryocystiden und Schizocystiden, die Anordnung der Merozoiten in Bündeln ähnelt wiederum mehr den Seleniidien und Merogregariniiden. Um eine Klassifikation der Schizogregarinen aufzustellen, stützt KEILIN sich auf die Anzahl der Sporen und kommt so zu der Einteilung der

Schizogregarinen in:	{	Monosporea	{	Ophryocystidea
				Merogregarinida
		Octosporea		Caulleryellidae n. g.
		Polysporea	{	Octozoica: Schizocystidae
				Tetrazoica: Seleniidae

Auf Grund dieser Merkmale ist es berechtigt, die Schizogregarine aus dem Darm der *Culex pipiens*-Larven unter die Gruppe der Octosporea und zwar in die Familie der Caulleryelliden selbst einzureihen.

Ob auch die *Caulleryella pipientis* als monocystide Schizogregarine angesehen werden darf, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden, da die Begriffe über die Einteilung der Gregarinenkörper in Merite keineswegs feststehen.

LÜHE gibt 1904 in seiner Arbeit über den Bau und Entwicklung

der Gregarinen folgende Definition eines Epimeriten: „Derselbe geht aus dem in eine Darmzelle eingedrungenen Vorderende des Sporozoiten hervor und wird bei der Umwandlung des Cephalonten zum Sporonten abgeworfen (oder event. rückgebildet?). In diesen beiden Merkmalen erblicke ich die wesentlichen Kennzeichen des typischen Epimerits.“ Läßt man auch die in der Klammer stehende Möglichkeit der Rückbildung gelten, so treffen diese Merkmale auch vollkommen auf das Vorderende der *Caulleryella pipientis* zu. Es stünde also nichts im Wege, auch dieses als typischen Epimeriten zu bezeichnen. Dann wäre unsere Form dicystid, oder pseudomonocystid, wie Gregarinen mit einem Epimerit, aber ohne Sonderung in Proto- und Deutomerit genannt werden.

Daß der Cephalont, um zum Sporonten zu werden, sich nicht immer nur durch Abwerfen seines Epimerits entledigt, haben Beobachtungen an verschiedensten Gruppen der Gregarinen bewiesen. Offenbar lösen sich zwar typische Epimeriten nach beendetem Wachstum häufig vom Körper der Gregarine los. Es scheint aber, daß nicht alle beschriebenen Fälle einer solchen Loslösung den normalen Verhältnissen entsprechen. LÉGER schildert bei *Pyxinia*, daß die Abtrennung des Epimerits erfolgte, nachdem sich an der Grenze zwischen Epi- und Protomerit eine Vacuole gebildet hat, die sich vergrößerte und den Epimeriten abhob. Diesen Vorgang hatte schon FRENZEL 1892 bei *Gregarina bergi* beobachtet, hält ihn aber für die Folge der Einwirkung eines Mediums von anderem osmotischen Druck und beschreibt als normalen Verlauf eine Rückbildung des Epimeriten durch „Resorption“. Auch LINDHURST DUKE 1910 sieht eine derartige Abhebung des Epimeriten bei *Metamerea schubergi* als eine pathologische Folge von Druckdifferenzen an. Die von FRENZEL beobachtete Rückbildung, die LÜHE noch mit Vorbehalt wiedergibt, hat sich später auch bei den Epimeriten anderer, unter sich entfernter Gregarinenformen bestätigen lassen. Sie sind z. B. von NUSSBAUM für den wenig differenzierten Epimerit der *Schaudinella henlea* beschrieben, aber auch der typische wohl ausgebildete Epimerit der *Gregarina ovata* wird nach PAEHLER'S Angabe rückgebildet. Resorption ist für diesen Vorgang wohl kaum der richtige Ausdruck, da es sich wahrscheinlich nur um eine Vermischung des Epimeritenplasmas mit dem des übrigen Körpers handelt und nicht um eine wirklich chemische Resorption. Hier ist wohl auch die Rückbildung der transitorischen Epimerite zu erwähnen bei Formen, die einen sekundären Haftapparat entwickeln. Denn nur diese vergängliche

Differenzierung des Vorderendes ist im Sinne der LÜHE'schen Definition als typischer Epimerit anzusehen, da sie im Gegensatz zum endgültigen Haftapparat unmittelbar aus dem Vorderende des in eine Darmzelle eingedrungenen Sporozoiten hervorgeht.

Noch ein dritter Modus ist bekannt, wie der Cephalont zum epimeritlosen Sporonten wird. Wir finden ihn bei Seleniidien, bei Doliocystiden und bei *Lankesteria ascidia*. Hier kann der Haftapparat eingestülpt werden. Es fragt sich allerdings, ob die Haftapparate dieser Formen als eigentliche Epimeriten angesehen werden dürfen. Bei *Doliocystis elongata* beschreibt BRASIL ein differenziertes, knopfartig verdicktes Vorderende, das in den Körper eingestülpt werden kann und dessen Anlage schon in ganz jugendlichem Stadium zu finden ist. Von ihm aus wächst sekundär noch ein feiner plasmatischer Fortsatz aus, der dann die eigentliche Funktion als Haftapparat übernimmt. Das Vorderende des *Lankesteria* differenziert sich frühzeitig, indem die nahezu rechteckigen Plasmavacuolen sich in die Längsrichtung der Gregarine einstellen. Der hier hervorstwachsende einstülpbare Haftapparat ist aber eine sekundäre Bildung.

Bei unserer Form nun finden wir in gewisser Weise Modus 1 und 2 kombiniert. Während der plasmatische Teil des Pseudomeriten rückgebildet wird und sich mit dem Körperplasma vereint, wird die leere Stielhülle in den meisten Fällen abgeworfen.

Es ist schwierig, die vielen verschiedenartigen Differenzierungen des Vorderendes bei den Gregarinen unter einen einheitlichen, scharf umschriebenen Begriff zusammenzufassen. Zum Wesen eines typischen Epimeriten gehört wohl auch, daß er mindestens zu seinem größeren Teil aus Ectoplasma besteht. LÜHE gibt an, daß in Fällen, in denen sich auch noch etwas Entoplasma im Epimeriten befindet, zwischen Epi- und Protomerit eine ähnliche Scheidewand vorhanden ist, wie zwischen Proto- und Deutomerit, wie es z. B. bei *Stylorhynchus longicollis* der Fall ist. Hierfür lassen sich noch eine Reihe weiterer Beispiele anführen aus den Abbildungen verschiedener Autoren, wenn auch die Tatsache im Text selten ausdrücklich erwähnt wird. So u. a. bei LÉGER 1902 *Gregarina acridiorum*. Bei Durchsicht der nach Abfassung der LÜHE'schen Arbeit erschienenen Veröffentlichungen über Gregarinen aller Familien fand ich die Behauptung von LÜHE bestätigt. In den meisten Fällen sind die Epimeriten sowohl bei den Tricystideen wie Pseudomonocystideen rein ectoplasmatische Bildungen. Das wird allerdings von den Autoren nicht immer zu-

gegeben, und man beschränkt sich darauf, das Plasma als feinkörnig, hyalin und frei von gröberen Einschlüssen zu schildern. Wenn HESSE 1909 ausdrücklich angibt, daß der Epimerit der Pseudomonocystide *Monocystis mitis* aus dem Darmepithel der *Fridericia polychaeta* ein Kegel hyalinen Cytoplasmas sei, der nicht von Ectoplasma überzogen ist, da die Streifung des Epicyts an seiner Basis aufhöre, so kann er damit nicht überzeugend dartun, daß das hyaline Cytoplasma nicht doch Ectoplasma sei. Daß die Streifung des Epicyts an der Basis des Epimeriten aufhört, ist eine häufige Erscheinung. In vielen Fällen ist die Streifung unterhalb der Ansatzstelle des Epimeriten sogar verstärkt, um dann plötzlich zu enden. Als Beispiel will ich hier nur die pseudomonocystide *Merogregaria amarouci* (PORTER) erwähnen.

Man darf also wohl behaupten, daß der entoplasmatische Pseudomerit der *Caulleryella pipientis* in keiner Gruppe der Gregarinen ein Homologon findet. Es scheint berechtigt, ihn nicht schlechthin als Epimerit zu bezeichnen, da er im Gegensatz zu allen übrigen bekannten Epimeriten eine so beträchtliche Masse des Körpers einnimmt und fast ausschließlich aus Entoplasma besteht, das sich nur sehr wenig von dem Entoplasma des Körpers unterscheidet und nicht durch eine deutliche Scheidewand von diesem gesondert ist. Wir sahen allerdings, daß sich an der Ansatzstelle des Pseudomeriten eine unscharf begrenzte Zone verdichteten Plasmas befindet, und es fällt auf, daß in schlecht fixierten geschrumpften Präparaten das Entoplasma des Pseudomeriten und das des Körpers meist gesondert schrumpfen, so daß ein freier Raum zwischen beiden entsteht. Diese Erscheinung ist ausgeprägter bei noch jüngeren Individuen, die auch im Leben eine stärkere plasmatische Differenz von Stiel und Körper zeigen als die gänzlich erwachsenen, bei denen dagegen in der äußeren Kontur der Pseudomerit schärfer gegen den Körper abgegrenzt ist. Darf nun diese Plasmazone als das Rudiment einer typischen ectoplasmatischen Brücke angesehen werden? Es ist wohl wenig aussichtsreich, die Frage zu diskutieren, ob bei *Caulleryella* die Ausbildung des Pseudomeriten einen Übergang darstellt zwischen rein monocystiden Formen und solchen mit wirklichen, vom Entoplasma des Körpers scharf getrennten Epimeriten, oder ob umgekehrt eine epimerittragende Ausgangsform zu denken ist, aus der monocystide Caulleryellen sich entwickeln. Vielleicht aber ist der Pseudomerit der *Caulleryella pipientis* eine Bildung sui generis, angepaßt an die herrschenden Bedingungen und ohne Tendenz, sich

zu der einen oder anderen bekannten Körpergestalt umzubilden. Die letztere Möglichkeit dünkt mich die wahrscheinlichste. Hiermit komme ich auf Probleme, die eine durchaus überzeugende Lösung wohl noch nicht gefunden haben.

Nach einer älteren Meinung, die auch LÜHE 1904 vertritt, wären die Monocystideen als die Grundformen der Gregarinen anzusehen, von denen sich zunächst durch allmähliche Differenzierung des Vorderendes die Pseudomonocystideen ableiten, die dann zu den komplizierten Tricystideen führen. Demgegenüber stellt CRAWLEY 1905 die Polycystideen an den Ursprung der Sporozoen überhaupt, von denen einerseits die Monocystideen, andererseits die übrigen Telo-sporidien abstammen sollen.

Da im allgemeinen angenommen werden muß, daß Darmparasiten die phylogenetisch älteren Formen sind, von denen sich Cölom- und Gewebeparasiten herleiten lassen, kamen verschiedene Forscher zu der Überzeugung, daß die darmbewohnenden Polycystideen die niederste Stufe darstellen, von denen die monocystiden Cölomgregarinen abstammen. HESSE erklärt 1909 die schwachen epimeritartigen Differenzierungen bei einigen Monocystideen aus den Samenblasen der Oligochäten denn auch für Rudimente, und hält die Pseudomonocystideen aus dem Darm der Anneliden für die Ausgangsformen der Monocystideen. Diese Auffassung wurde auch von LÉGER und DUBOSCQ in deren zusammenfassender Arbeit 1909 vertreten. Die Autoren behandeln hier die Frage in Verbindung mit der Anisogamie und Isogamie bei den Gregarinen. Sie halten ebenfalls die Cölom-Monocystideen der Anneliden und Insecten für abgeleitet, die einen von den Darmmonocystideen der Anneliden, die anderen von den Darmpolycystideen der Insecten. Die Isogamie der Monocystideen soll sich aus der überflüssig gewordenen Anisogamie entwickelt haben. Die Anisogamie wäre also bei den Gregarinen als primitiv anzusehen.

Auf die nähere Begründung, mit der die Forscher ihre Auffassung stützen, möchte ich mich hier nicht einlassen, verweise aber auf die scharfsinnige Erörterung und Kritik dieser Frage, die MULSOW 1911 seiner cytologischen Arbeit über *Monocystis rostrata* anfügt. Auch ich bin der Meinung, daß mehrgliedrige Einteilungen des Gregarinenkörpers verbunden mit ausgeprägter Anisogamie eine primitive Entwicklungsstufe darstellt, von der alle Übergänge zu monocystider Form mit letztlich völliger Isogamie leiten. Meine Befunde liefern nur eine weitere Bestätigung, daß auch unter den

Schizogregarinen Isogamie vorkommt — wie das ja bereits von *Ophryocystis* und *Caulleryella aphiochaetae* bekannt ist — und zwar hier gepaart mit einer charakteristischen Körperausbildung, deren Klassifikation nicht feststeht. Eine neue Behandlung werden diese Probleme im Zusammenhang mit den Schizogregarinen erfahren müssen, wenn eine größere Zahl eingehender Untersuchungen über verschiedene Schizogregarinenformen bekannt geworden ist, und sich auch hier in einigermaßen geschlossener Reihe Anhaltspunkte zu ihrer Beurteilung aufstellen lassen.

Im engsten Zusammenhang hiermit steht die Frage der phylogenetischen Stellung der Schizogregarinen überhaupt. LÉGER gibt 1910 einen Stammbaum der Sporozoen. An den Anfang eines Seitenastes, der die verschiedenen Gregarinenformen trägt, stellt er die ganze Gruppe der Schizogregarinen, vor denen er *Schizocystis* und die Selenidiiden abzweigt. Von den Schizogregarinen führt eine gerade Linie weiter zu den Darmmonocystideen, richtiger — Pseudomonocystideen der Anneliden, aus denen sich durch Seitenzweig die Cölomonocystideen der Anneliden herleiten, während der Hauptstamm weiterführt zu den Darmpolycystideen der Insecten, die wiederum durch Seitenzweig die Cölomonocystideen der Insecten entstehen lassen. Ich will hier davon absehen, eine derartige Anordnung der Endglieder, deren Berechtigung mir sehr zweifelhaft erscheint, eingehend zu kritisieren. Es wäre aber denkbar, daß auch die pseudomonocystiden Darmgregarinen vielleicht von polycystiden Ursprungsformen abstammen, die Polycystidie also durchweg in zwei Parallelreihen über Pseudomonocystidie zur monocystiden Körperform der cölobewohnenden Gregarinen bei Anneliden und Insecten führt. Für unser Thema wichtiger aber ist, daß in diesem Stammbaum die Schizogregarinen als Gruppe für sich vor die Eugregarinen gestellt werden. Allgemein werden sie bei der Einteilung der Gregarinen nach dem Besitz eines Epimeriten in *Cephalina* und *Acephalina*, und bei der näheren Spezialisierung in *Polycystidea* und *Monocystidea* außer acht gelassen. Und doch findet man auch unter ihnen typische Vertreter sowohl der einen wie der anderen Legion. Als Beispiel will ich hier *Porospora* und *Caulleryella aphiochaetae* anführen. Man ist nun wohl nicht berechtigt, auf Grund des äußeren Habitus die verschiedenen Schizogregarinenfamilien zu trennen und sie mit entsprechenden der Eugregarinen zusammenzufassen, oder sie ihnen parallel zu stellen. Die Frage aber, ob der Besitz der Schizogonie unter allen Umständen ein Charakteristikum primitiver Entwicklungs-

stufe ist, das dazu zwänge, die Gruppe der Schizogregarinen geschlossen als phylogenetisch älter den Eugregarinen voranzustellen, bedarf vielleicht doch noch einer eingehenden Prüfung. FANTHAM 1908 glaubt, daß die Schizogregarinen von einer eugregarinenartigen Ursprungsform abstammen, daß sie erst nachträglich zum Zwecke der Autoinfektion des Wirtstieres die Schizogonie ausgebildet und sich so nach der Richtung der Coccidien hin entwickelt haben. Ich halte es für möglich, daß die Schizogregarinen nicht nur von einer, sondern von verschiedenen Eugregarinenformen sich abzweigen. Um das zu prüfen, müßte man bei jeder einzelnen Schizogregarinenfamilie etwaige Verwandtschaftsbeziehungen zu Eugregarinenformen genau verfolgen und weiter die Summe der Merkmale berücksichtigen, die auf ihre phylogenetische Stellung schließen lassen. Ob allerdings derartige Spekulationen zu Ergebnissen führen, die das Verständnis der Formen wesentlich fördern, mag dahingestellt sein.

Plasma und Kern.

Nachdem wir bisher die Morphologie der Betrachtung zugrunde gelegt haben, wollen wir sehen, welche weiteren Punkte Vergleiche mit anderen Gregarinen möglich machen. Zunächst die histologischen Merkmale.

Soweit man aus den schematisierten Abbildungen KEILIN's schließen kann, ist dort die Syzygienmembran einheitlich, wie bei allen übrigen bisher bekannten Formen. Die Cystenwänden sind offenbar dünn, ähnlich wie die der *Ophryocystis* und *Schizocystis*. Es wird nun angenommen, daß die Gregarinen von Formen abstammen, die wie die Coccidien und Aggregatiden vor der Befruchtung keine Cysten ausbilden. Die Auffassung, daß bei höher stehenden Gregarinen die Anisogamie verloren geht, da sie bei Bildung einer Cyste überflüssig wird, dient dieser Theorie als Stütze. Will man aber die dünnwandige Cyste für eine primitive Entwicklungsstufe ansehen, so gerät man in Widerspruch mit der Tatsache, daß bei der *Caulleryella* Isogamie herrscht. Hand in Hand mit der Dünnwandigkeit der Cysten geht häufig die Zartheit der Sporocystenwänden. Diese scheinen auch bei *Caulleryella aphiochaetae* sehr dünn zu sein. Die außerordentliche Hinfälligkeit der Sporenhülle unseres Parasiten hielt ich zunächst für eine Anpassung an das Medium. Die Sporocysten geraten in das umgebende Wasser und werden hier von anderen *Culex*-Larven gefressen. Die Bildung einer Schutzhülle gegen Austrocknung ist also überflüssig. Auch die Sporocyste der *Schizo-*

cystis, die in den wasserbewohnenden Larven von *Ceratopogon* lebt, ist dünnwandig, besitzt aber bereits eine feine Episporie und an den Polen knopfförmige Verdickungen, wie sie bei den Sporocysten der Actinocephaliden und Monocystideen vorkommen. Von ungefähr gleicher Stärke scheinen nach LÉGER's Abbildungen auch die Sporocysten der *Taeniocystis mira* zu sein, die im gleichen Wirtstier lebt. Die Wirte von *Caulleryella aphiochaetae* aber, die Larven der *Aphiochaeta rufipes* leben in faulenden Kartoffeln, Rettichen und auch in faulenden Insectenresten. Hier ist die Austrocknungsgefahr wohl größer, und doch finden wir keine stärkeren Sporocystenhüllen; sie sind im Gegenteil offenbar schwächer als die der *Schizocystis* und *Taeniocystis*. Inwieweit die Stärke der Cysten und Sporenhüllen in Beziehung steht zu den Lebensbedingungen der Parasiten, wäre vielleicht auch an den Coccidien zu untersuchen. Die vier im selben Wirtstier, *Lithobius forficatus*, schmarotzenden Formen: *Adelea ovata*, *Barrouxia schneideri*, *Eimeria lacazei* und *Eimeria schubergi*, zeigen erhebliche Unterschiede in der Dicke ihrer Cysten und Sporenmembranen. Das spricht gegen eine Anpassung an Lebensumstände, die hier offenbar gleich sind. Allerdings ist noch nicht entschieden, ob die auffallend dünn cystige *Adelea* nicht etwa einen Zwischenwirt hat, wodurch bei ihr im Gegensatz zu den übrigen Formen die Gefahr der Austrocknung als frei im Erdreich liegende Cyste bzw. Sporocyste geringer wäre. Ob man aber überhaupt berechtigt ist, bei den verschiedenen Graden der Ausbildung solcher Hüllen nach einer Zweckmäßigkeit zu suchen, kann vielleicht mit Recht angezweifelt werden. Man ist so leicht bestrebt, der Deutung von Befunden das Nützlichkeitsprinzip zugrunde zu legen und verfällt dabei in eine künstliche Einordnungsmethodik, die den natürlichen Verhältnissen keineswegs immer entspricht.

Die Struktur des Plasmas und die Art der Einschlüsse ähnelt ebenfalls der *Schizocystis*. Insbesondere die Stäbchen und Körnerfäden, die bei der Vermehrung im Plasma der *Caulleryella pipientis* auftreten, finde ich in dieser eigentümlichen Ausbildung nur in LÉGER's Beschreibung der *Schizocystis* wieder.

Wichtig für eine vergleichende Betrachtung sind jedenfalls die Kernverhältnisse. Solange nicht die cytologischen Vorgänge bei unserem Parasiten lückenlos aufgeklärt sind, muß ich hierbei noch Vorsicht und Zurückhaltung üben. Einige wesentliche Punkte mögen aber schon hier besprochen und Aussichten auf weitere Probleme eröffnet werden. Da ist zunächst die Rolle des Binnen-

körpers von Interesse. KEILIN gibt an, daß der Binnenkörper der *Caulleryella aphiochaetae* schon vor der Kernteilung ohne Zerfall in das Cytoplasma ausgestoßen wird, während sich das Chromatin in Spiremform anordnet. Bei *Caulleryella pipientis* fällt, wie wir sahen, der Zeitpunkt der Binnenkörperausstoßung erst mit völliger Ausbildung der Teilungsspindel zusammen, und zwar, wenn das Chromatin hier bereits Chromosomengestalt angenommen hat. Ebenso ist dies auch bei *Schizocystis* der Fall, deren Teilungsspindel sowohl in der Form wie in ihrer Lage bezüglich des Binnenkörpers der bei unserer Gregarine ähnlich ist. Wenn schon, wie ich das im speziellen Teil ausführte, das Verhalten des Binnenkörpers bei *Caulleryella pipientis* wahrscheinlich macht, daß er sich am Aufbau des Chromatins nicht beteiligt, so wird diese Auffassung durch *Caulleryella aphiochaetae* noch gestützt. Bei Monocystideen des Regenwurms, deren Kernverhältnisse bisher am häufigsten und eingehendsten studiert worden sind, war man vielfach der Meinung, daß der Binnenkörper ein echter Nucleolus sei. Er soll vor Eintritt der ersten Kernteilung, nach Änderungen seiner Dichte und Färbbarkeit und schließlich bröckligem Verfall Substanz abgeben, die das Kernchromatin darstellt, oder zum mindesten beiträgt zum Aufbau des Idiochromatins. Angaben über die verschiedenen Auffassungen von der Bedeutung des Nucleolus bei den Regenwurmmonocystideen finden wir u. A. bei CUÉNOT 1901, PROWAZEK 1902, BRASIL 1905, HOFFMANN 1908 und schließlich MULSOW 1913. Meine eigenen Untersuchungen an diesem Objekt sind noch nicht abgeschlossen.

Nun scheint auch bei *Caulleryella* der Binnenkörper Phasen verschiedener Dichte und Färbbarkeit durchzumachen, ohne aber jemals seine Einheitlichkeit zu verlieren oder seine Größe zu ändern. Man gewinnt also den Eindruck, daß er vom Chromatin unabhängig ist. Ob der Binnenkörper in solchen Fällen als ein Körper funktioniert, der in Beziehung steht zum Kernstoffwechsel, das ist mit Sicherheit noch nicht entschieden. Bei den Caulleryellen hat er offenbar während bzw. kurz vor der Kernteilung seine Rolle erfüllt und wird weiter funktionslos dem Cytoplasma zur Resorption überliefert. Eine Abgabe von Substanz läßt sich morphologisch und färberisch nicht nachweisen. Damit ist ein chemischer Austausch aber nicht ausgeschlossen. Wir wissen ja immer noch nicht sicher, inwieweit unsere Färbemethoden bei physiologischen Vorgängen im Kern nur die Änderungen der physikalischen, vor allem der Dichte-

verhältnisse, anzeigen, oder auch rein chemische Umwandlungen sichtbar machen.

Im Kern der *Caulleryella pipientis* interessiert uns aber am meisten die Bedeutung des zweiten Körnchens. Bei oberflächlicher Betrachtung dieses Körperchens, das einmal einheitlich im Ruhekern lagert, ein andermal in verschiedenen Stadien der Teilung in der Nähe der Kernmembran zu finden ist, könnte man es für einen Apparat halten, der die Teilung des Kernes beherrscht. Während der Kernteilung ist das Körnchen nicht zu finden; es ließe sich also annehmen, daß die Teilkörnchen die Pole der entstehenden Spindel einnehmen. Nun finden sich aber gar keine Stadien, die dafür irgendwelche Anhaltspunkte liefern könnten. Außerdem sahen wir, daß vor der Teilung an der Peripherie des Kernes ein Centroconus auftritt vom Typus, wie ihn BRASIL als „cône attractif“ bei einigen Monocystideen beschreibt. Und zwar zunächst in Einzahl, sodaß man auf eine nachträgliche Verdoppelung schließen muß. Es ist nun höchst unwahrscheinlich, daß dieser Centroconus mit dem „zweiten Körnchen“ identisch sein sollte. Wäre dieses tatsächlich ein Organell, das die Kernteilung beherrscht, so müßte einer Zweiteilung des zweiten Körnchens wohl immer auch eine Teilung des Kernes folgen. Das ist aber, wie wir sahen, nicht der Fall. Wir fanden das zweite Körnchen noch zweigeteilt oder auseinandergezogen in Stadien, auf die eine weitere Kernteilung nicht mehr folgte, nämlich in Kernen entstehender Keimlinge, deren Plasmakörper sich bereits endgültig abgeschnürt hatte. Schließlich wurde daraus wieder das einheitliche zweite Körnchen der fertigen Keimlingskerne. Diese Tatsache macht also eine solche Deutung unmöglich. Welche andere ist aber wohl berechtigt? Die beschriebenen Wechselbeziehungen zwischen dem zunehmenden Auftreten chromatischer Fäden im Kern und dem allmählichen Undeutlichwerden oder gänzlichen Verschwinden des zweiten Körnchens drängen die Meinung auf, daß es sich um einen Sammlungspunkt für das Kernchromatin handelt. Es scheint allerdings ausgeschlossen, daß die gesamte Menge des Chromatins, das im ruhenden Kern ja häufig gar nicht sichtbar ist, sich in diesem einen Körnchen konzentrieren sollte. Dafür ist es offenbar viel zu klein und nimmt nicht in dem Maße an Größe ab, wie die chromatischen Fäden im Kern zunehmen. Soll man es für ein Gebilde halten, das selbst nicht aus Chromatin bestehend, doch Entstehung und Aufbau der Chromosomen reguliert? Damit wären aber die merkwürdigen

Teilungsbilder dieses Körperchens noch nicht erklärt. Man könnte noch eine Reihe von Vermutungen diskutieren, es ist aber wohl zweckmäßiger, mit weiteren Deutungsversuchen zu warten, bis die Grundlagen durch lückenlose Beobachtungsfolge festgelegt sind.

Es scheint nun, daß das „zweite Körnchen“ unter den Gregarinen nicht nur dem Kern der *Caulleryella* zukommt. Eingehendere Darstellung und eine zusammenhängende Beobachtung eines ähnlichen Gebildes findet sich zwar nur in LÉGER's Arbeit über *Ophryocystis*. Weiter trifft man vereinzelt auf Abbildungen und kurze Erwähnungen von Körperchen im Kern, die vielleicht dem zweiten Körnchen unserer Form gleichbedeutend sind.

Bei *Ophryocystis* enthält der Kern der „schizontes gregarinoides“ ein großes Caryosom und Chromatinkörnchen, die auf einem Netzwerk verteilt sind. Außerdem, sagt LÉGER, sieht man fast regelmäßig ein chromatisches Körnchen im Kernsaft liegen, das stets kleiner ist als das Caryosom und sich inmitten des chromatischen Netzes befindet oder manchmal der Kernoberfläche dicht genähert ist (Fig. 26, 48 u. 49 der erwähnten Arbeit). Auf der Membran des Kernes ist gewöhnlich ein Centrosom sichtbar. Im Augenblick der Mitose sollen sich die Chromatinkörner um das Caryosom sammeln, während sich gleichzeitig im Innern des Kernes eine achromatische Spindel ausbildet (Fig. 14, 47 u. 49 e). Centrosomen nehmen offenbar die beiden Spindelpole ein, sind aber schwer zu erkennen, da sie in keinem Falle von einer Plasmastrahlung umgeben sind. Das Caryosom ist mittlerweile blaß geworden und soll sein peripheres Chromatin dem Kernsaft oder der zentral gelegenen Ansammlung von Chromatinkörnchen abgegeben haben, die einer Äquatorialplatte gleichbedeutend ist usw. — Das fragliche Körperchen, „grain karyosomien“, wie LÉGER es bezeichnet, hat sich in vielen Fällen zweigeteilt, als ob es sich um ein besonderes Chromosom handle, dessen Teilstücke sich dann der entsprechenden Gruppe der Chromosomen zugesellen. Oft geht diese Teilung der des Chromatins voraus (Fig. 49 c u. d). In den Ruhestadien der nun gebildeten Tochterkerne ist von den Chromatinkörnchen kaum noch etwas zu sehen, nach Ansicht des Verfassers haben sie sich auf das Caryosom „verdichtet“. Außer diesen liegt in dem klaren Kernsaft nur das Caryosomkörnchen, einfach oder verdoppelt und häufig sitzt der Membran ein kleines Centrosom auf. Fig. 48 gibt solch ein Stadium wieder, und die Ähnlichkeit mit den Ruhekernen der *Caulleryella* ist hier besonders auffallend. Nirgends finden sich

allerdings Bilder, in denen die Substanz des Körnchens wie bei dieser strangförmig auseinandergezogen ist (Fig. 51, 52 u. 53 von den Schizontenkernen der *Ophryocystis mesnili*). In den Gamonten hat LÉGER sie offenbar nicht gefunden, sie werden nicht erwähnt, doch lassen die Abbildungen die Möglichkeit ihres Vorhandenseins offen. Auf die Kernstruktur der Sporozoiten geht der Autor nicht ein. Die Bilder zeigen eine Einschnürung oder völlige Zweiteilung des in dem Sporozoitenkern enthaltenen dunklen Körpers. Stellt die eine Hälfte nun das Caryosom, die andere das zusammengeballte Chromatin dar, oder ist diese das „grain karyosomien“, das, wie das zweite Körnchen bei *Caulleryella* dem etwa gleich großen Binnenkörper der Sporozoiten anliegt? Dann müßte sich das Caryosomkörnchen in diesem Stadium allerdings erheblich vergrößert haben. Es fragt sich aber, was von diesen undeutlichen Bildern auf mangelhafte Färbung zu schieben ist. Da die Sporocyste der *Ophryocystis* dickwandig ist, wird eine genaue Differenzierung sehr erschwert.

LÉGER hält es nun für möglich, daß das Caryosomkorn der *Ophryocystis* mit dem dunkel färbbaren Korn zu identifizieren ist, das er neben oder auch in den blaß gefärbten Nucleolen von *Stylorhynchus* gefunden und dort kurzweg als Caryosom bezeichnet hatte. Dieses Caryosom findet sich auch in den Gameten. Bei der Verschmelzung der weiblichen und männlichen Gametenkerne sollen die Caryosome aufeinander zustreben, sich vereinigen und dann in der Zygote in Einzahl, aber doppelter Größe sichtbar sein. Auch die Sporozoitenkerne enthalten das „Caryosom“. Soweit ich die Verhältnisse beurteilen kann, hat dieses Caryosom eine andere Bedeutung als das „grain karyosomien“ der *Ophryocystis*. Sein Verhalten bei der Kernverschmelzung der *Stylorhynchus*-Gameten gleicht dem der Binnenkörper in den Kernen der *Caulleryella*-Gameten. Auch seine relative Größe in den Kernen der Gameten und Sporozoiten ohne Anwesenheit eines weiteren Nucleolus macht dies wahrscheinlich. Was dann allerdings die schwach gefärbten Nucleolen in den Kernen der Vegetationsstadien bedeuten, bleibt dahingestellt.

Bei *Schizocystis* bildet LÉGER 1910 eine Syzygie ab (in Fig. 44), deren einer Syzygit neben dem Binnenkörper ein dunkel gefärbtes Korn im Kern enthält, der andere besitzt deren zwei. Sie werden hier nicht als Caryosomkörner gedeutet, sondern als Centrosomen, von denen es fraglich sei, ob sie aus dem Kerninnern stammen oder der Membran anliegen, in Aufsicht aber in das Kerninnere hinein projiziert werden. Sehr überzeugend scheint mir diese Deutung

nicht, da bei *Schizocystis* ja Attraktionskegel in typischer Ausbildung vorkommen. Aus den kurzen Angaben und dem einen Bild sind aber keine weiteren Schlüsse zu ziehen.

BRASIL (1909) bildet ein intracelluläres Stadium von *Selenidium mesnili* ab (Fig. 6 u. 8), in dessen Kern neben dem Caryosom ein dunkles Korn liegt, während weiter keine färbbaren Substanzen innerhalb der Kernmembran zu sehen sind. In einem Exemplar liegen zwar zwei solche Körnchen, die aber im Vergleich zum Binnenkörper größer sind als das zweite Körnchen der *Caulleryella* oder der Caryosomkörnchen bei *Ophryocystis*. Im Text wird nur das Vorkommen dieser Körner erwähnt, aber nicht gedeutet.

Weiter zeigen die Sporozoitenkerne von *Clepsidrina* und der Diplocystideen Ähnlichkeit mit den Kernen der *Caulleryella*-Sporozoiten. In den figg. 5, 6a, 72 u. 82 der Arbeit von LÉGER u. DUBOSCQ: „Les Grégaires et l'épithélium intestinal chez les Trachéates“ sind die Caryosome der Sporozoiten in der Mitte eingesehnürt oder gänzlich in zwei Körper gesondert. Das erinnert an die Lage von Binnenkörper und zweitem Körnchen in den Sporozoiten der *Caulleryella pipientis*, die bei mangelhafter Differenzierung auch häufig zusammenzuhängen scheinen. Die Autoren bemerken dazu, daß der Kern den Eindruck mache, als sei er von einem doppelten Caryosom gebildet. Da sie aber bei anderen Sporozoiten beobachteten, daß der hintere Teil sich lebhafter färbt, als der vordere, glauben sie, daß die Struktur komplizierter sei und anders gedeutet werden müsse. Die Kleinheit des Objekts mache aber selective Färbungen unmöglich. Da nun in keinem anderen Stadium des Entwicklungszyklus ein zweites Körnchen regelmäßig im Kern auftritt, so glaube ich kaum, daß das eine der beiden Körperchen im Sporozoitenkern dem zweiten Körnchen unserer Form gleichwertig ist.

Vielleicht dürfen aber entsprechende Bildungen nicht nur bei den Kernen der Gregarinen, sondern auch bei anderen Protozoen gesucht werden. v. WASIELEWSKI u. KÜHN beschreiben 1914 im Außenkern der *Vahlkampfia mutabilis* einen „Randkörper“, der während der Kernteilung nach hantelförmiger Streckung und Durchschnürung in zwei Teilstücke zerfällt, die in den entstehenden Tochterkernen wieder ihre typische Lage im Außenkern in geringem Abstand vom Binnenkörper einnehmen. Trotz eingehender Beobachtung dieses Randkörpers konnten die Autoren seine Bedeutung nicht aufklären. Auch in den Kernen der Trypanosomen fanden KÜHN u. v. SCHUCKMANN (1911—1912) einen ähnlichen Körper. Nach

mündlichen Mitteilungen von Herrn Geheimrat DOFLEIN enthalten die Kerne verschiedener Flagellaten- und Rhizopodenformen neben dem Binnenkörper ebenfalls Körner, die den Eindruck konstanter Bildungen machen.

Schließlich will ich noch die Centrosomfrage erwähnen. Wir sahen, daß sich feinstreifige, von einem dunklen Körnchen gekrönte Kegel vom Typus der „cônes attractifs“ über die Kernmembran erheben. Allerdings fehlen ihnen Sphären, die in das Cytoplasma ausstrahlen, sie gleichen aber den Centrosomen der Schizontenkerne bei *Schizocystis* und den Ophryocystiden. Dagegen sollen an den Gamontenkernen der *Schizocystis* doch Plasmastrahlen auftreten, und ebenso umgibt LÉGER die Spindelpole in den Gamonten der Ophryocystideen mit Plasmaverdichtungen, die wohl als Sphären gedeutet werden müssen. Bei *Caulleryella* besitzen aber die Centrosomen und Spindelpole sowohl der Schizonten wie der Gamonten keine Plasmastrahlungen. Freilich müßte das noch an reichlichem Material unter Anwendung verschiedenster Fixierungs- und Färbungsmethoden nachgeprüft werden, denn wir wissen, daß das Auftreten deutlicher Strahlenbilder stark von der Technik beeinflußt werden kann. Ob Besitz oder Fehlen einer Strahlung jedoch zur Charakteristik eines Centrosoms oder centrosomgleichwertigen Organells herangezogen werden darf, scheint fraglich. Die Strahlung ist wohl eher eine Erscheinung im Protoplasma, die lediglich den Ausdruck einer im Centrosom vorhandenen Energie darstellt und ebensowohl von der Beschaffenheit des Plasmas selbst wie vom Wesen des Kraftcentrums abhängig sein kann.

Damit sind die wesentlichsten Punkte von allgemeiner Bedeutung erörtert, so weit sie sich auf die vorstehenden speziellen Untersuchungen gründen können.

Anhang.

Als Nachtrag möchte ich hier noch berichten, was sich über den weiteren Verlauf der Infektion beobachten ließ, wenn die Larven der *Culex pipiens* sich in das Puppenstadium verwandeln.

Der ausgequetschte Darminhalt junger Puppen enthält zuweilen anscheinend noch normale Cystenstadien. Es zeigte sich aber, daß diese nicht unmittelbar im Puppendarm selbst lagen, sondern in den Resten des Larvendarms, der in den Darm der Puppe aufgenommen und hier allmählich verdaut wird. In jungen Stadien ist die Gestalt des Larvendarms mit seinen Aussackungen noch deutlich

innerhalb des Puppendarms zu erkennen, der selbst diese Anhänge nicht mehr besitzt. Er nähert sich in seiner Ausbildung schon mehr dem Darm der Imagines. In alten Puppen, die vor dem Auschlüpfen standen, fand ich die Reste des Larvendarms schon merklich verdaut, und etwa vorhandene Caulleryellencysten waren stark geschrumpft und offenbar abgestorben. Die fertigen Schnaken sind stets frei von dem Parasiten. Die Infektion beschränkt sich also auf das Larvenstadium und wird hier durch die mit dem Kot entleerten Sporocysten von einem Wirtstier auf das andere übertragen. Ob noch nicht völlig entwickelte, ebenfalls abgegangene Cysten sich im Wasser weiter entwickeln können, um dann als Sporen eine neue *Culex*-Larve zu infizieren, scheint mir fraglich, da ich bei Zutritt von Wasser während der Beobachtung meist pathologische Veränderungen wahrnahm, zumal an jüngeren Cystenstadien. Die fertigen Sporencysten behielten dagegen ihr normales Aussehen. Ich glaube nicht, daß sie in unreifem Zustande von neuen Wirtstieren aufgenommen werden, denn späte Cystenstadien habe ich im Anfangsteil des Larvendarms nicht gefunden. Leider konnte ich aus Mangel an Material keine Versuche mit künstlicher Infektion ausführen. Auch bleibt es unentschieden, wie die Übertragung der Parasiten von einer Schnakenbrutstätte auf die andere vor sich geht, warum ich häufig eine Dunggrube stark infiziert, eine benachbarte frei von *Caulleryella* fand und wieder in einem größeren Abstand die Schnakenbrut einer Grube gänzlich verseucht war.

So warten neben den cytologischen auch einige biologische Fragen auf weitere Untersuchung.

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat DOFLEIN herzlichst danken für seine mannigfachen freundlichen Ratschläge und das warme Interesse, mit dem er stets meine Arbeit förderte. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. BRESSLAU, der mir die Bearbeitung des von ihm gefundenen Parasiten überließ, mir in liebenswürdiger Weise seine Präparate zur Verfügung stellte und meine Untersuchungen hier wie in Straßburg bereitwillig unterstützte. Auch Herrn Prof. BRÜEL sage ich besten Dank für sein freundliches Interesse und den Beistand bei der Ausgestaltung der Arbeit.

Freiburg i. B., Frühjahr 1919.

Literaturverzeichnis.

- BRASIL, L., 1905, Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 3, p. 17.
- , 1905, Nouvelles recherches etc., ibid. (4), Vol. 4, p. 69.
- , 1909, Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides, in: Arch. Protistenk., Vol. 16, p. 108.
- CRAWLEY, B., 1905, Interrelationships of the Sporozoa, in: Amer. Natural., Vol. 39, p. 607.
- CUÉNOT, L., 1901, Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines, in: Arch. Biol., Vol. 17, p. 581.
- DUKE, H. LYNDHURST, 1910, Some observations on a new gregarine (*Metamera schubergi*), in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 55, p. 261.
- FANTHAM, H. B., 1908, The Schizogregarines: A review and new classification, in: Parasitology, Vol. 1, p. 369.
- FRENZEL, I., 1892, Ueber einige argentinische Gregarinen. Ein Beitrag zur Organisation und Physiologie der Gregarinen überhaupt, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 27, p. 233.
- HESSE, EDM., 1903, Contribution à l'Etude des Monocystidées des Oligochaetes, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 3, p. 27.
- , 1918, *Caulleryella anophelis* n. sp. Schizogregarine parasite des larves d'*Anopheles bifurcatus* L., in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 166, No. 14, p. 569.
- HOFFMANN, R., 1908, Ueber Fortpflanzungserscheinungen von Monocystideen des *Lumbricus agricola*, in: Arch. Protistenk., Vol. 13, p. 139.
- KEILIN, 1914, *Caulleryella aphiochaetae* n. g. n. sp. Une nouvelle Schizogregarine, in: CR. Soc. Biol.
- KÜHN, A. u. W. v. SCHUCKMANN, 1911, Ueber Bau und Teilungserscheinungen von *Trypanosoma brucei*, in: SB. Akad. Wiss. Heidelberg.
- , 1912, Cytologische Studien an Trypanosomen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2.
- LÉGER, L., 1904, La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus, in: Arch. Protistenk., Vol. 3, p. 297.
- , 1906, Etude sur *Taeniocystes mira*, ibid., Vol. 7, p. 307.

- LÉGER, L., 1907, Les Schizogregarines des Trachéates. 1. Le genre Ophryocystis, *ibid.*, Vol. 8, p. 159.
- , 1909, Les Schizogregarines des Trachéates. 2. Le genre Schizocystis, *ibid.*, Vol. 18, p. 83.
- , 1910, Selenococcidium intermedium LÉG. et DUB. et la Systématique des Sporozoaires, in: Arch. Zool. expér. (5), Vol. 5, p. 187.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1902, Les Grégarines et l'épithélium intestinal chez les Trachéates, in: Arch. Parasitol. Paris, Vol. 6, p. 377.
- , 1909, Etudes sur la sexualité chez les Grégarines, in: Arch. Protistenk., Vol. 17, p. 19.
- LÜHE, M., 1904, Bau und Entwicklung der Gregarinen, *ibid.*, Vol. 4, p. 88.
- MULSOW, K., 1911, Ueber Fortpflanzungserscheinungen bei Monocystis rostrata, *ibid.*, Vol. 22, p. 20.
- NUSSBAUM, J., 1903, Ueber die geschlechtliche heterogene Fortpflanzung einer im Darmkanal von Henlea leptodera schmarotzenden Gregarine Schaudinella henleae, in: Z. wiss. Zool., Vol. 75.
- PAEHLER, F., 1904, Ueber die Morphologie, Fortpflanzung und Entwicklung von Gregarina ovata, in: Arch. Protistenk., Vol. 4, p. 64.
- PORTER, A., 1909, Merogregarina amaroucii n. g. n. sp. a Sporozoan from the Digestive Tract of the Ascidian, Amaroucium sp., *ibid.*, Vol. 15, p. 227.
- PROWAZEK, S., 1902, Zur Entwicklung der Gregarinen, *ibid.*, Vol. 1.
- SCHELLACK, C. u. E. REICHENOW, 1913, Coccidien-Untersuchungen. I. Barrouxia schneideri, in: Arb. Gesundheitsamt Berlin, Vol. 40, p. 30.
- SCHNITZLER, H., 1905, Ueber die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata, in: Arch. Protistenk., Vol. 6, p. 309.
- V. WASIELEWSKI, TH. u. A. KÜHN, 1914, Untersuchungen über Bau und Teilung des Amöbenkernes, in: Zool. Jahrb., Vol. 38, Anat., p. 253.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind bei ZEISS Apochr.-Imm. 1,5 mm n. A. 1,3, Komp.-Ok. 6, 8 u. 12 gezeichnet.

Fig. 1 u. 4 nach dem Leben, Fig. 2, 3, 9, 10, 14 u. 15 Subl. fix., Fig. 5, 7, 8, 11, 12 u. 13 FLEMMING fix., Fig. 19—23 u. 25—27 Subl. fix., Fig. 16—18 u. 24 FLEMMING fix.

Färbung: Eisenhämatoxylin-Bordeauxrot.

Tafel 4.

Fig. 1 600 : 1, Fig. 2—5 1850 : 1, Fig. 8 3000 : 1, Fig. 6. 7 u.
9—15 2600 : 1.

- Fig. 1. Epithelzelle von Cauleryellen befallen.
- Fig. 2. Junges vegetatives Stadium.
- Fig. 3. Ausgewachsenes vegetatives Stadium.
- Fig. 4. Dasselbe, nach dem Leben.
- Fig. 5. Kern mit geteiltem zweiten Körnchen?
- Fig. 6. Beginnende Schizogonie.
- Fig. 7 u. 8. Erste Teilungsspindel.
- Fig. 9 u. 10. Tochterkerne und Binnenkörper des ersten Kernes.
- Fig. 11. Spätere Kerne.
- Fig. 12 u. 13. Beginnende Merozoitenbildung.
- Fig. 14. Merozoitenbildung.
- Fig. 15. Fertige Merozoiten.

Tafel 5.

Fig. 16 u. 17 2600 : 1, Fig. 18 3000 : 1, Fig. 19 u. 20 2600 : 1,
Fig. 21—26 1850 : 1.

- Fig. 16. Syzygie mit erster Teilungsspindel.
 - Fig. 17. Spätere Kernteilungen.
 - Fig. 18. Teilungsspindel mit Äquatorialplatte.
 - Fig. 19. Kerne mit Centroconus.
 - Fig. 20. Progametenkerne.
 - Fig. 21. Abschnürung der Gameten.
 - Fig. 22. Fertige Gameten.
 - Fig. 23. Zygoten.
 - Fig. 24. Sporoblasten.
 - Fig. 25. Beginnende Sporozoitenbildung.
 - Fig. 26. Sporozoitenbildung.
 - Fig. 27. Fertige Sporen.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Histologie der Harnblase von *Esox lucius* und die histologisch-pathologischen Veränderungen derselben hervorgerufen durch *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI).

Von

Georg Bauer.

(Aus dem Zool. Institut der Tierärztl. Fakultät und der Biologischen Versuchsanstalt für Fischerei in München.)

Mit 3 Abbildungen im Text.

Bei den bisher über *Myxidium lieberkühni* vorliegenden wissenschaftlichen Untersuchungen wurde immer nur die Morphologie und Entwicklungsgeschichte sowie der Infektionsmodus des Parasiten behandelt, ohne daß die histologisch-pathologischen Veränderungen, die es in seinem Wohnort der Harnblase des Hechtes hervorruft, studiert wurden. Diese Lücke unserer Kenntnis versucht vorliegende Arbeit auszufüllen. Um ein klareres Bild für die Vorgänge der histologisch-pathologischen Veränderungen zu bekommen, sei kurz die Morphologie und Entwicklungsgeschichte des *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI), soweit sie uns bekannt, skizziert.

Die ersten Untersuchungen über *Myxidium lieberkühni* aus der Harnblase von *Esox lucius* liegen über 66 Jahre zurück, wo es LIEBERKÜHN (1854) als gregarinenartiges Gebilde in seiner Abhand-

lung über die Psorospermien beschrieb. Nach N. LIEBERKÜHN ist *Myxidium* ein nackter, hüllenloser und amöboid beweglicher Plasmakörper. Die Gestalt ist unregelmäßig, wechselnd gelappt. Außer Pseudopodien findet sich bei *Myxidium* ein Besatz von feinen cilienartigen Fortsätzen, die einen Teil der Körperoberfläche bedecken. Auch diese sind teilweise als Pseudopodien anzusehen, da sie eingezogen und neu gebildet werden können. Im Innern bemerkt man am *Myxidium* sehr deutlich eine Zusammensetzung aus zwei Plasmazonen; einem sehr körnigen Entosarc und einem sehr durchsichtigen, fein granulierten Ectosarc. Bei manchen Formen ist das Entoplasma grob-vacuolär; in diesem Falle liegen die Einschlüsse in den Knotenpunkten der Vacuolenwände. Als hauptsächliche Einschlüsse des Entoplasmas finden sich erstens die Kerne, die oft in beträchtlicher Anzahl vorhanden sind und eine Größendifferenz erkennen lassen. Es ist wahrscheinlich, daß somatische und Geschlechtskerne vorhanden sind. Ferner liegen im Entoplasma die Pansporoblasten mit Entwicklungsstadien von Sporen und schließlich in Alkohol lösliche Kügelchen fettartiger Natur.

Nach N. LIEBERKÜHN hat BÜTSCHLI (1881) nicht nur den Bau und die Entwicklung der Sporen, sondern auch den protoplasmatischen Körper studiert und dabei das Vorkommen zahlreicher Kerne festgestellt. In der neuesten Zeit haben besonders THÉLOHAN (1895), PFEIFFER (1895), COHN (1895) und DOFLEIN (1898) wichtige Beiträge zur Kenntnis des *Myxidium* geliefert. COHN (1895) charakterisiert *Myxidium lieberkühni* folgendermaßen:

„Die Myxidien sind plasmatische, hüllenlose Körper, aus einheitlichem, vielkernigem und amöboid beweglichem Plasma aufgebaut, das in drei konzentrische Zonen zerfällt: Ecto-, Meso- und Entoplasma, die nicht absolut voneinander getrennt sind, sondern ineinander übergehen können“ (p. 250).

Am Körperende des Parasiten ist nach PRÉNANT das Ectoplasma besonders ausgebildet. Es ist hier dichter, stärker färbbar und senkrecht zur Oberfläche deutlich gestreift. Bei anderen Individuen besteht keine Streifung, sondern man findet büstenartige Fortsätze des Protoplasmas. Hinsichtlich der Größenverhältnisse von *Myxidium lieberkühni* wird angegeben, daß Individuen der verschiedensten Größen gleichzeitig angetroffen werden, die bisweilen eine Länge von 0,3 mm erreichen können.

Bezüglich der Vermehrung und Entwicklung der Myxidien

herrschen trotz gründlicher Untersuchungen noch viele Meinungsverschiedenheiten und der ganze Entwicklungskreis ist in allen Punkten noch nicht völlig aufgeklärt. Hier sollen nur kurz die verschiedenen Ansichten nebeneinander gestellt werden. Über die Sporulation sind sich alle Forscher, wie GABRIEL (1879), BÜTSCHLI (1881), BALBIANI (1883), PFEIFFER (1895) und COHN (1896) einig. Wenn aber COHN sagt: „In anderer Richtung scheint ein Einfluß der Jahreszeit hervortreten, indem ich gerade in den Wintermonaten Dezember bis Februar auffallend viele Hechte fand, deren Myxidien auch bei reichhaltiger Infektion der Harnblase keine Sporen einschlossen; da gerade in diese Zeit ein anderer Vermehrungsvorgang fällt. Im Winter wird die Sporulation durch Knospung ersetzt“ (p. 230), so kann ich dieser Annahme auf Grund meiner zahlreichen Untersuchungen, die sich von Oktober bis Ende Januar erstreckten, nicht beipflichten, da ich bei vielen Exemplaren deutlich zahlreiche Sporen nachweisen konnte. Über die weiteren Schicksale des Amöboidkeimes gehen aber die Ansichten der einzelnen auseinander. Nach PFEIFFER geht die weitere Entwicklung als vollkommene Autoinfektion vor sich und zwar auf zwei Wegen: 1. durch Blutkörperinfektion, 2. als Epithelialinfektion der Harnblase. Wenn man diese Angaben PFEIFFER's betrachtet, so erscheint es überraschend, daß dasselbe *Myxidium* zwei so weit auseinandergehende Fortpflanzungsarten haben sollte. So weist BRAUN (1894), darauf hin, daß es durchaus nicht feststehe, wie die Infektion der Blutkörperchen erfolgt; ihm sei es nie gelungen, auch nur infizierte Blutzellen in Präparaten zu sehen. COHN hat für *Myxidium lieberkühni* eine multiplikative Fortpflanzungsform durch Zerfall der vielkernigen Tiere in vielkernige Nachkommen nachgewiesen, welche DOFLEIN (1898) als multiple Plasmotomie (p. 317) bezeichnet. Die multiplikative Fortpflanzung geschieht durch Teilung oder Knospung der vegetativen Formen. LAVERAN und MÉSNIL (1902) leugnen jedoch eine solche, sie nehmen an, daß nur Teilung kleiner Individuen vorkomme.

Als wahrscheinlicher Verlauf des Generationszyklus von *Myxidium* stellt sich vorläufig wohl folgender dar: Die Infektion geschieht durch Sporen, welche entweder frei aus dem Wasser oder mit der Nahrung aufgenommen werden. Im Darm werden die Polkapselfäden ausgeschnellt und dienen wahrscheinlich dazu, die Sporen zu befestigen; ihre Schalenklappen öffnen sich und der

Amöboidkeim kriecht aus. Seine beiden Kerne verschmelzen jetzt miteinander (Copulation). Der Amöboidkeim dringt nun nach LÜHE (1900) vielleicht zur Harnblase direkt oder durch das Darmepithel in die Lymphräume, von wo er mit dem Lymphstrom fortgeführt wird und in eine Epithelzelle der Harnblase dringt. Es folgt nun eine Periode, in der die Myxidien sich durch zahlreiche aufeinanderfolgende Teilungen vermehren. Nach Ablauf der multiplikativen Vermehrung wachsen die Myxidien unter weiteren Kernteilungen heran und nehmen vegetative Gestalt an. Nun beginnt die propagative Fortpflanzung. Im Innern des Myxosporids sondern sich nach SCHRÖDER (1906) die Pansporoblasten ab, in denen alsbald Kernteilungen stattfinden bis bestimmte Kernzahlen erreicht sind, die je nach der Anzahl der zu bildenden Polkapseln wechseln. Diese Kerne verteilen sich mit Ausnahme der beiden Restkerne auf die Sporoblasten, von denen jeder zwei Amöboidkeime, zwei Schalenkerne und zwei Polkapselkerne erhält. Nach Ausbildung der Sporenschalen verschmelzen die Amöboidkeimkerne, indem die reife Spore entweder schon vorher oder jetzt ausgestoßen wird. Hiermit ist der Entwicklungskreis geschlossen.

Zu meinen Untersuchungen standen mir die Harnblasen von 25 Hechten, die aus dem Starnberger See, aus der Goldach, aus dem Ostersee bei Staltach, aus den oberpfälzischen Seen bei Leonberg und Teublitz, aus der Moosach und der Donau stammten, zur Verfügung. Von den sämtlich untersuchten Hechtharnblasen war nur eine nicht infiziert, die zum Studium der normalen Hechtharnblase benützt wurde. Um auch die normale Histologie der Fischharnblasen bei anderen Arten zu studieren, wurden als Vergleichsobjekte noch drei Karpfen- und zwei Forellenharnblasen untersucht.

Die Tiere wurden bis auf zwei kurz vor der Untersuchung getötet, da es sich in den beiden Fällen zeigte, daß die Myxidien nach dem Tode des Hechtes sehr schnell absterben und die Epithelschicht nach dem Tode meist sehr rasch starke Veränderungen und Lostrennung von der Propria aufweist. Den getöteten Tieren wurden möglichst schnell die Harnblasen mit Harnleitern und einem Stück Niere herausgenommen und, sofern ich nicht auf Myxidien und Sporen in vivo untersuchte, sofort in Formol-Sublimat-Eisessig fixiert. Mit dieser Fixierungsflüssigkeit wurden auch die Harnblasen vor dem Einlegen teils halb, teils ganz angefüllt, um ein Kollabieren zu verhindern. Zur makroskopischen Untersuchung genügten mir die so fixierten Harnblasen. Zwei Harnblasen wurden

außerdem noch für makroskopische Untersuchung als Totalpräparate nach der Fixation mit Alaunkarmin und schwachem Eosinzusatz behandelt und zum Aufhellen in Cedernöl gelegt. Mit dieser Methode wurde deutliche Differenzierung der Muskeln und Faserzüge erreicht, so daß sie sich zum makroskopischen Studium gut eigneten.

Um gute Präparate der die Harnblase bewohnenden Myxidien zu erhalten, machte ich Aufstrichpräparate und fixierte die ganze Masse. Das dünne dem Objektträger anhaftende Häutchen behandelte ich wie einen Schnitt weiter. Ich bekam mit dieser Methode sehr gute Präparate.

Zur Anfertigung von mikroskopischen Schnitten wurde in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke bewegte sich zwischen 6 bis 10 Mikron. Von verschiedenen angewendeten Kernfärbungen gaben DELAFIELDS-Hämatoxylin, BÖHMER-HANSEN-Alaun-Hämatoxylin neben Eisen-Hämatoxylin nach HEIDENHAIN die besten Resultate. Die klarsten Plasmafärbungen wurden durch Eosin und VAN GIESON'sches Gemisch erhalten. Außer diesen wurde noch zur Darstellung des elastischen Gewebes vornehmlich Orceinwasserblau angewendet. Zur Nervenfärbung wurde Toluidinblau in 1%iger Lösung benutzt, in Erythrosinlösung nachgefärbt und in Alkohol differenziert. Zur Färbung auf Mucingehalt der Schleimzellen wurde die Tinktion DELAFIELDS' Hämalaun-Mucikarmin, sowie Toluidinblau benutzt, ferner die Glycogenfärbung nach BEST und verschiedene andere Färbemethoden. Die Bilder waren alle so klar und deutlich, daß ich keine Veranlassung hatte noch andere Methoden anzuwenden.

Eigene Untersuchungen.

Systematisch durchgeführte Untersuchungen über die Histologie der Harnblase bei Fischen liegen bis jetzt noch nicht vor. Deshalb mußten zunächst über die normale Histologie der Harnblase beim Hecht genauere Untersuchungen angestellt werden, ehe über die histologisch-pathologischen Veränderungen derselben durch *Myxidium lieberkühni* ein Urteil abgegeben werden konnte. Zum Vergleich der anatomischen und histologischen Verhältnisse der normalen Harnblase bei den Hechten wurden, wie bereits erwähnt, die von Karpfen und Forellen herangezogen.

Die Harnblase ist bei *Esox lucius* eine kleine, schlauchförmige Aussackung, im hinteren Teil der Leibeshöhle gelegen. Wie die beigefügte Abbildung (Fig. A) zeigt, ist ihre Lage dorsal vom

Rectum, ventral von der Schwimmblase, an der sie durch ein lockeres Band fixiert wird, und zwischen den Geschlechtsorganen. Sie erstreckt sich ohne eine eigentliche Harnröhre zu bilden, bis in die breite Urogenitalpapille. Die Länge der Ureteren ist sehr gering, da das hintere Ende der Niere fast die Harnblase berührt.

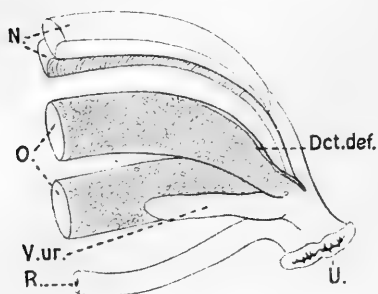


Fig. A. Urogenitalapparat von *Esox lucius* (weibl.) von der Seite gesehen. R Rectum. V.ur vesica urinaria. O Ovarium. Dct.def Ductus deferentes. N Nieren. U Urogenitalpapille.

WIEDERSHEIM (1886) sagt von der Harnblase der Teleosteer im allgemeinen: „Die Harnblase ist, wenn sie auch immerhin als Harnblase fungiert, selbstverständlich nicht als Homologon des gleichnamigen Organs der Amnioten aufzufassen“ (p. 744). An der äußeren Oberfläche ist der Verlauf von heller Muskulatur deutlich zu erkennen. Auch an Macerationspräparaten gelang es, die Muskeln und Faserzüge makro-

skopisch zur Darstellung zu bringen. Bei der Betrachtung mit unbewaffnetem Auge und mit der Lupe hat man den Eindruck, als ob die oberflächliche Muskelschicht auf der ventralen Fläche mehr aus Längsfasern, auf der entgegengesetzten dorsalen Seite dagegen mehr aus zirkulär verlaufenden Fasern bestehe. An beiden Seiten sieht man schräg nach unten und vorn verlaufende Muskelzüge, die an der Spitze wirbelartig zusammenfließen.

Die Harnblasen der Karpfen und Forellen unterscheiden sich sowohl in ihrem anatomischen als auch histologischen Bau von denen der Hechte wesentlich. Sie sind bei diesen Fischarten nur als eine ampullenartige Erweiterung der Harnröhre aufzufassen, wie auch deutlich aus dem histologischen Aufbau hervorgeht.

Stark infizierte Harnblasen kann man schon makroskopisch daran erkennen, daß ihre Wandung trüb rötlich erscheint, während bei den gesunden Organen sie glashell und durchsichtig weiß ist. Diese pathologische Veränderung läßt sich aus dem Zellparasitismus des *Myxidium* und aus dem Reiz, der von ihm ausgeht und zur leichten Entzündung der Harnblase führt, erklären. Die Wand der Harnblase zeigt charakteristische Erscheinungen einer leichten

Cystitis. Es konnte deutlich Hyperämie, leicht rötliche Färbung in Streifenform und feine Ramifikation festgestellt werden. Um die größeren pathologischen Verhältnisse im Innern der Harnblase näher studieren zu können, wurde eine frische, stark infizierte Hechtharnblase aufgeschnitten und über ein Korkstück mit untergelegtem Deckglas möglichst straff aufgespannt. Nach kurzer Fixierung konnte man sich mit Hilfe der Lupe über die größeren anatomischen und pathologischen Verhältnisse orientieren. An der geöffneten Blase ist vor allem die verschiedene Dicke der Wandung an einzelnen Stellen feststellbar. Bei diesem Präparate erschien die Schleimhaut der Harnblase mit feinen punktförmigen Stippchen, Excrescenzen und rötlichen Aderzügen durchsetzt. Die Farbe der schleimigen Inhaltsmasse schwankte zwischen weißem und rötlichem Farbenton. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß diese Masse zum größten Teil aus den vegetativen Formen der Myxidien und abgestoßenen zerfallenen Epithelzellen bestand.

1. Normale Histologie.

In der Literatur findet sich über die Histologie der Harnblase bei Fischen nur eine ganz kurz abgefaßte Abhandlung von J. AUDIGÉ (1904), „Sur la structure de la vessie urinaire de *Barbus fluviatilis*, AGASSIZ“. Er schreibt: „L'examen microscopique, pratiqué sur des coupes transversales, montre de dehors en dedans trois couches distinctes: une adventice conjonctive, une musculaire, une muqueuse. Ces diverses couches varient de forme et d'aspect suivant qu'on examine des coupes de vessie à l'état de vacuité ou bien à l'état de réplétion“ (p. 186).

Ich konnte feststellen, daß die Harnblase von *Esox lucius* aus einer Mucosa mit dem bedeckenden Epithel, einer Submucosa mit einer Lamina muscularis mucosae, einer Muscularis, an der die Ringfaserschicht von der Längsfaserschicht deutlich zu unterscheiden ist, und einer Serosa besteht.

Bei meinen Untersuchungen habe ich die Histologie der Harnblasen der Säugetiere als Vergleichsmaterial herangezogen, wie sie in ELLENBERGER und SCHUHMACHER (1914) und anderen angeführten Werken beschrieben ist. Und durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Stross wurde mir ein Schnittpräparat von der Harnblase des Rindes überlassen, wofür ich mir gestatte, ihm an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Die Schleimhaut der Harnblase des Hechtes stellt sich in Schnitten als ein ziemlich breites Band dar, das im kontrahierten Zustande der Harnblase äußerst faltenreich ist. Man kann an ihr eine *Propria* mit dem bedeckenden Epithel und eine *Submucosa* mit einer *Lamina muscularis mucosae* unterscheiden.

SZYMONOWICZ (1901) schreibt allgemein über die Harnblasenschleimhaut der Tiere: „Die Schleimhaut besteht aus der Epithelschicht und der *Tunica propria*. Das Epithel heißt hier Übergangsepithel und verhält sich in allen Abschnitten gleich, so daß es unmöglich ist, dasselbe unter dem Mikroskop zu unterscheiden. Das Übergangsepithel ist ein mehrschichtiges Pflasterepithel. Die oberste Lage besteht aus großen kubischen oder etwas abgeplatteten Zellen. Die mittleren Lagen besitzen verschieden geformte cylindrische, kolbige, spindelförmige oder polygonale Zellen. Die tiefste Lage enthält kubische oder unregelmäßige kuglige, verhältnismäßig

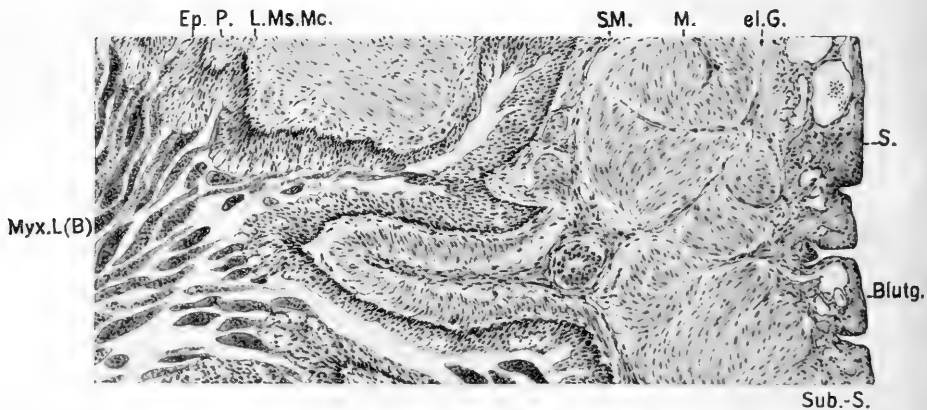


Fig. B. Zur Längsachse der Harnblase von *Esox lucius* quer gerichteter Schnitt. 100:1. *Myx. L. B* *Myxidium lieberkühni* (BÜRSCHLI) die verschiedenen Formen. *Ep* Epithel. *P* *Propria*. *L. Ms. Mc* *Lamina muscularis mucosae*. *S. M* *Submucosa*. *M* Muskulatur mit Längs- und kreisverlaufenden Fasern. *el. G* elastisches Gewebe. *Sub. S* *Subserosa*. *S* *Serosa*. *Blutg* Blutgefäße.

kleine Zellen. Die Zellen der mittleren und oberflächlichen Lage senden verschieden geformte Fortsätze zwischen die Nachbarzellen. Die äußeren Zellen können einen oder mehrere Kerne enthalten, welche letztere durch amitotische Teilung entstehen“ (p. 214).

Das Epithel der Hechtharnblase bietet je nach dem Kontraktionszustand der Blase ein recht verschiedenartiges Bild. Es besteht aus mehrschichtigem Zylinderepithel, dem eine große Fähig-

keit zu Formveränderungen je nach dem kontrahierten oder ausgedehnten Zustande zukommt. Ist die Blase ausgedehnt, so erscheint das Epithel ganz niedrig und man bemerkt häufig nur zwei bis drei Reihen von Zellen übereinander; an der kontrahierten Blase dagegen erscheint es als ein hohes mehrschichtiges Zylinderepithel mit 5—8 Reihen von Kernen, was auf die starke Faltenbildung zurückzuführen ist. Man kann im großen und ganzen zwei Hauptzellschichten unterscheiden, nämlich eine einschichtige Basalzellenlage und eine ein- bis zweischichtige obere Zellenlage. Die Zellen der zwei Hauptlagen weichen in ihrer Form etwas voneinander ab. Zu diesen Hauptzelelementen kommen noch Zellen, die sich in keine dieser genannten Schichten einreihen lassen. Es sind das die sogenannten Becherzellen oder Schleimzellen und die Stäbchendrüsenzellen, auf die ich noch später zurückkomme.

Die Zellen der Basalschicht zeigen in der Regel keine deutliche Abgrenzung voneinander. Bei schwacher Vergrößerung erscheinen sie als ein Streifen, der durch seine stärkere Färbbarkeit im ganzen Epithel deutlich hervortritt. Diese Basalschicht besteht aus einer Lage kleinerer, spindelförmiger bis zylindrischer Zellen, die sich besonders dadurch auszeichnen, daß ihre Kerne kugelig bis oval sind und namentlich mit HANSEN-Eisenhämatoxylin- und Eosinfärbung deutlich hervortreten. Sie liegen in der Mitte der Zellen, die manchmal je nach der Schnittrichtung kubische oder ovale Gestalt vortäuschen.

Die Zellen der oberen Schicht liegen in der ausgespannten und in den Furchen der kontrahierten Harnblase meist in ein bis zwei Reihen übereinander, an einzelnen Stellen namentlich an den Falten der kontrahierten Harnblase wird diese Zahl beträchtlich überschritten. Die Zellen dieser Schicht zeichnen sich durch die größere Regelmäßigkeit ihrer Formen aus, auch sind sie im Durchschnitt höher als die Basalzellen. Sie sind spindelförmig, an Größe untereinander ziemlich gleich, höher als breit und somit als zylindrische Zellen zu bezeichnen. Die Kerne dieser Zellen sind verschiedenartig gestaltet und liegen in der Regel in der Mitte, bisweilen auch exzentrisch je nach der Schnittrichtung. Der Teil des Protoplasmas, der den Kern umgibt, bleibt in meinen Hämatoxylin-Eosinpräparaten fast ungefärbt, bisweilen zeigt er einen bläulichroten Schimmer, während die Peripherie des Zelleibes sich deutlich rot färbt. Auf diese Weise grenzen sich die Zellen relativ gut voneinander ab,

Neben diesen beschriebenen, konstant vorhandenen Zellen des Epithels kommen noch andere Zellelemente vor, die in der oberen Schicht des Epithels verteilt sind. Die einen dieser Zellen zeichnen sich hauptsächlich durch ihre große, länglich-ovale Gestalt und in allen z. B. mit DELAFIELDS-Alaun Hämatoxylin-van GIESON gefärbten Präparaten durch ihre vollkommene Farblosigkeit und ihr glänzendes Aussehen aus. Mit Hämalaun-Mucikarmin, sowie mit Säurefuchsin-Methylenblau werden sie intensiv gefärbt. Es sind das große Schleimzellen, sogenannte Becherzellen, die die verschiedensten Secretionsstadien zeigen. Der Reichtum des Epithels an diesen eingeschalteten Zellen ist wechselnd. Stellenweise findet man im mikroskopischen Bilde solche Zellen überhaupt nicht, an anderen Stellen sind sie nur in einzelnen Exemplaren, manchmal aber sehr zahlreich vorhanden.

Die anderen Zellen, die häufig im ganzen Epithel vorkommen, sind meist kleiner als die Schleimzellen, färben sich jedoch mit Mucikarmin nicht; dagegen nehmen sie einen leicht rötlichen Farbenton bei Eosinfärbung, einen gelblichen bei VAN GIESON-Färbung und roten bei Orceinfärbung an. Diese Zellelemente fielen mir zuerst bei dem stark infizierten Harnblasenepithel auf und ich hielt sie anfangs für stark degenerierte Zellen. Erst durch den Vergleich mit Präparaten der normalen Harnblase des Hechtes, namentlich aber durch das ganz deutliche Hervortreten dieser Zellen bei der Karpfenharnblase, kam ich zu der Überzeugung, daß es sich hier um die sogenannten Stäbchendrüsenzellen handelt. Diese Gebilde wurden bereits einmal im Jahre 1906 von PLEHN in einer Mitteilung: „Über eigentümliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen“ beschrieben. Es heißt da: „Zwischen der Muskulatur des Gefäßes und seinem Endothel sieht man etwa ein Dutzend sehr großer Zellen von eiförmiger Gestalt mit dicker Membran, einem mäßig großen, chromatinreichen Kern, der stets am einen Pol der Zelle gelegen ist und mit ungefärbtem Protoplasma. Das Protoplasma enthält zahlreiche, feine, stark lichtbrechende Gebilde, die wie zarte Stäbchen oder starre Fädchen aussehen; sie sind $\frac{1}{2}$ bis $\frac{2}{3}$ mal so lang wie die Zelle und ordnen sich so an, daß sie zu dem Pol konvergieren, welcher vom Kern abgewandt ist“ (p. 192). Genau diese gleichen Zellen, von derselben Struktur und demselben Aussehen, konnte ich im Epithel aller von mir untersuchten Harnblasen der Karpfen, nicht aber der Forellen feststellen. Bei den Hechtharnblasen waren diese Zellen

etwas kleiner, teils von runder bis ovaler, teils von birnförmiger Gestalt. Ähnliche Gebilde beschrieb auch bereits J. AUDIGÉ, bei der Barbe: „Entre les cellules se trouvent des éléments cellulaires plus clairs, volumineux et vacuolisés. Ces derniers éléments mesurent en moyenne de 5μ à $5,5\mu$ de large sur 6μ à $6,5\mu$ de haut. Leur forme est celle d'une poire dont la partie amincie est dirigée vers la lumière de l'organe. Le contenu ne se colore pas ou se teint très peu par les couleurs plasmatiques, il paraît divisé par un grand nombre de tractus très fins, mieux colorables“ (p. 187). Diese Zellen zeigen sich je nach dem Secretions- und Füllungszustande in den mannigfachsten Formen. Bei sehr vielen Zellen sieht man am Gegenpol des Kernes ein mit Eosin stark tingiertes Tröpfchen hervortreten, das wohl als Zellsecret aufzufassen ist. Der Chemismus und die Physiologie dieser Zellen ist noch nicht geklärt.

In und unter dem Epithel und in der Propria sieht man an manchen Stellen eine Anhäufung leukocytärer Zellen, besonders zahlreich bei den stark infizierten Hechtharnblasen. Eine ausgesprochene Grenzmembran zwischen dem Epithel und der Propria, wie man sie bei Säugetieren findet, ist bei den Hechten nicht feststellbar, sondern das Epithel geht direkt in die Propria ohne scharfe Abgrenzung über.

Da sich das Epithel der Karpfen- und Forellenharnblase im großen und ganzen gleicht, kann ich die Beschreibung des Epithels von diesen beiden Fischarten zusammenfassen. Das einschichtige Zylinderepithel erscheint hier höher als beim Hecht. Die Zellen sind ziemlich gleichmäßig und liegen in einer Reihe. Nur hier und da erscheinen die Zellen zweireihig, was aber auf den kontrahierten Zustand der Harnblasen zurückzuführen ist. Die Zellen gleichen in ihrem allgemeinen Aufbau denen beim Hecht beschriebenen. Sie besitzen jedoch bedeutend größere Kerne mit einem deutlich sichtbaren Nucleolus. Neben diesen Zylinderzellen finden sich in allen Teilen der Epithelschicht sehr zahlreich die schon bei der Hechtharnblase erwähnten Schleimzellen und Stäbchendrüsenzellen, die bei den Karpfen größer und deutlicher sind. Bei den Forellenharnblasen konnte ich letztere Zellelemente nicht feststellen.

DIESELHORST (1892) sagt über die Propria der Harnblasenschleimhaut vom Menschen: „Die Propria besteht aus einem zarten, kernreichen Bindegewebe, welches elastische Fasern enthält, sie ist beim Menschen nicht stark entwickelt und liegt hier wie bei

fast allen Säugetieren in Längsfalten. In ihr verlaufen Gefäße in großer Anzahl, besonders mächtige Venen, denen sich Netze auffallend weiter Capillaren zugesellen. Letztere lassen sich bis dicht unter das Epithel verfolgen, welches allerorts direkt auf ihrer Wand steht. Auf Querschnitten findet man in der Propria Nervenbündel aus vereinzelt markhaltigen und grauen Fasern. Gegen das Epithel wird die Propria begrenzt durch eine feine, kernhaltige Begrenzungsmembran, welche aber ohne besondere Vorkehrungen schwer zu sehen ist.“

Die Propria der Harnblasenschleimhaut des Hechtes ist von ähnlichem Typus gebaut wie bei den Säugetieren, nur ist sie bedeutend schmaler. Sie besteht aus einem sehr dünnen, zarten, kernreichen Bindegewebe, das mit elastischen Fasern durchsetzt ist und sich in alle Falten des Epithels fortsetzt. Während nach DIESELHORST bei Säugetierharnblasen Blutgefäße in großer Anzahl und besonders mächtige Venen in der Propria sind, fand ich diese hier in der Submucosa und Serosa. Daß von verschiedenen Autoren wie OBERSTEINER (1871) und STÖHR (1905) beschriebene Auftreten von Drüsen in der Propria bei Säugetieren konnte ich bei der Harnblase von *Esox lucius* nicht feststellen.

Unter dem Epithel liegt bei den Karpfen- und Forellenharnblasen nur eine dünne bindegewebige Membrana propria mucosae. Eine eigentliche Propria ist hier nicht ausgebildet, ebenso fehlt die Submucosa. Es folgt unmittelbar nach der Membrana propriae eine stark ausgebildete kernreiche Bindegewebsschicht mit zahlreichen elastischen Fasern und Muskelzügen der verschiedensten Richtung und Dicke.

Die Submucosa zeigt einen lockeren Bau. Ihr Bindegewebe bildet ein weitmaschiges Geflecht, in welchem eine große Anzahl kleiner Gefäße vorhanden ist. Bei sehr dünnen Objekten wurden von mir in der sehr lockeren Submucosa, oder auch zwischen letzterer und der Propria dünne Muskelzüge aufgefunden, die sich durch ihre dünnen Bündel auszeichneten und sich stets gut von der übrigen Hauptmuskulatur abhoben. Diese Schicht will ich als Lamina muscularis mucosae bezeichnen.

Unmittelbar hinter diesen Schichten folgt eine Schicht glatten Muskelgewebes, die in ein Stroma von Bindegewebe und elastischem Gewebe eingelagert ist. Die Muskulatur der Harnblase des Hechtes ist in den verschiedenen Bezirken keineswegs von gleicher Stärke. Sie zeigt keine einfachen Verhältnisse und keine vollständig regel-

mäßige Schichtung über das ganze Organ. Durch die Verästelung der dicken und dünnen Bündel wird ein maschiges Muskelnetz gebildet, zwischen dem deutlich sichtbare Fasern eines Elastin haltigen Gewebes sich finden. In ihm sind häufig große und kleine Gefäße eingebettet. Bisweilen fand ich auch zwischen den Muskelbündeln einige Fettzellen.

Die Muskelbündel sind in zwei Schichten ausgebildet. Die Elemente dieses Gewebes sind wandlose Muskelzellen mit einem spindelförmigen oder länglich-ovalen Kerne, die sich mit DELAFIELD'S Hämatoxylin und VAN GIESON'schem Gemische schön und deutlich färben. ELLENBERGER und GÜNTHER (1901) sagen von der Muskelhaut der Harnblase bei Säugetieren folgendes: „Die Muskelhaut der Harnblase besteht aus drei unregelmäßig angeordneten, unvollständigen, nicht an allen Stellen gleich gut ausgebildeten Hauptschichten: einer inneren und äußeren Längs- und einer mittleren Kreuzfaserschicht und schrägen und queren Faserzügen. Die Muskellagen sind eng miteinander verflochten und nicht scharf abzugrenzen“ (p. 290).

Für die Harnblase des Hechtes ergibt sich, daß die Muskelbündel längs, quer und schräg zur Achse der Harnblase verlaufen. Die schief verlaufenden Fasern erscheinen mir stets in der Minderzahl zu sein. Außerdem habe ich gefunden, daß sich die Muskulatur, was die Verlaufsrichtung der Faserbündel anbelangt, aus zwei Hauptrichtungen zusammensetzt, und zwar aus inneren Längs- und äußeren zirkulär verlaufenden Bündeln; zwischen diesen beiden schieben sich schräg verlaufende Verbindungszüge ein.

Während man bei der Hechtharnblase von einem geregelten Verlauf und einer Schichtung der Hauptmuskulatur sprechen kann, ist von einer schichtenweisen Anordnung und einem geregelten Verlauf bei den Karpfen- und Forellenharnblasen nicht mehr die Rede. Die einzelnen Muskelzüge sind hier ziemlich spärlich. Die ganze Schicht besteht bei der Karpfenharnblase hauptsächlich aus fibrillärem Bindegewebe, in dem einzelne längs- und zirkulär verlaufende Muskelzüge in unregelmäßiger Anordnung eingebettet sind. Bei der Forellenharnblase dagegen ist die Muskelschicht wieder stärker ausgebildet und man kann hier wieder deutlich eine relativ starke zirkuläre Faserschicht erkennen, wenn auch lange nicht so stark wie bei der Hechtharnblase.

Betreffs des elastischen Gewebes konnte ich feststellen, daß in der Propria der Schleimhaut sich nur recht wenig elastische Fasern finden, die sämtlich äußerst zarte und relativ weitmaschige Netze bilden. Gegen die Submucosa zu werden die elastischen Fasern, die ohne bestimmte Richtung verlaufen, zahlreicher. Auch die Blutgefäße weisen in ihrer Umgebung, wie auch sonst bekannt ist, größere Ansammlungen elastischen Gewebes auf. Noch dichter wird das elastische Gewebe zwischen den Muskelschichten, so daß man also eine Zunahme distalwärts feststellen kann. In der Muskulatur beschränkt sich das elastische Gewebe vornehmlich auf das intermuskuläre Bindegewebe. An den Stellen, wo viel Bindegewebe zwischen den Muskelbündeln liegt, häufen sich auch mehr elastische Fasern an. Auch die Subserosa ist ziemlich reich an elastischem Gewebe.

Eine deutlich ausgebildete Serosa konnte nur beim Hecht festgestellt werden. Sie besteht aus einem dünnen, einschichtigen Plattenepithel, einer dünnen bindegewebig-elastischen Membrana propriae und einer lockeren subserösen Schicht. In der bindegewebigen Subserosa, die einen lockeren Bau aufweist, finden sich außer zahlreichen Bindegewebszellen noch Lymphocyten, Nerven und viele Blutgefäße.

Bei den Karpfen- und Forellenharnblasen, die wie erwähnt nur eine erweiterte Harnröhre darstellen, haben wir nur eine Tunica adventitia, die von zahlreichen Gefäßen durchsetzt ist. Die Adventitia ist aus elastischen, aber mehr locker angeordneten Fasern, zusammengesetzt, denen viele Bindegewebsfasern beige-mengt sind.

Die Blutgefäße der Harnblase bei den Säugetieren beschreibt OBERSTEINER (1871) folgendermaßen: „Die Gefäße der Blasen treten an der Rückwand derselben zumeist am Fundus an diese heran und breiten sich an derselben aus; hierauf durchsetzen sie die Muskelschicht, in der einzelne kleinere Äste abgegeben werden, in schiefer Richtung, um sich in der Bindegewebsschicht zwischen Epithel und Muskelhaut auszubreiten“ (p. 522). Nach ELLENBERGER und GÜNTHER (1901) verlaufen die Nerven der Harnblase bei Säugetieren meist mit den Gefäßen und bilden ein besonderes zwischen Muscularis und Mucosa ganglienhaltiges Netz. Meine Untersuchungen ergaben für die Hechtharnblase, daß die Blutgefäße in ihren feinsten Ver-

zweigungen in der Submucosa und in der Serosa liegen und ein feines Capillar- und Venennetz bilden. Mit den Blutgefäßen treten meist auch Nerven in das Gewebe der Blase ein.

2. Pathologische Histologie.

Über histologisch-pathologische Veränderungen der Harnblase von *Esox lucius* durch *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI) finden sich keine Angaben. FIEBIGER (1906) sagt in seiner Arbeit: Über Protozoen als Parasiten der Fische: „Das *Myxidium Lieberkühni* ist nahezu ein regelmäßiger Befund in der Harnblase des Hechtes, deren Schleimhaut die vegetative Form flächenhaft überzieht, ohne nachweisbare pathologische Veränderungen hervorzurufen“ (p. 41). Wenn nun auch THÉLOHAN (1895), FIEBIGER (1906) und andere Forscher der Myxosporidien annehmen, daß durch die Anheftung der Myxidien keine Schädigung des Organes eintrete, so kann nach meinen Untersuchungen diese Annahme nicht mehr aufrecht erhalten werden. Das Festheften der Parasiten am Epithel kann besonders bei stärkerer Infektion größere Störungen im histologischen Bau der Harnblase hervorrufen. Auch PFEIFFER (1890) und COHN (1896) weisen bereits auf eine starke Hypertrophie der Epithelzellen hin.

Meine Untersuchungen über die histologisch-pathologischen Veränderungen der Hechtharnblase durch *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI) erstreckten sich auf 15 Fälle. Beim ersten Anblick präsentieren die Schnitte scheinbar die normalen Strukturverhältnisse. Bei näherem Zusehen jedoch zeigt sich das normale Bild durch die Anwesenheit des *Myxidium* ziemlich weitgehend gestört. Am besten tritt das natürlich an solchen Präparaten hervor, in denen die Parasiten und die einzelnen Schichten der Harnblase durch die anfangs erwähnten spezifischen Färbemethoden besonders hervorgehoben werden.

BÜTSCHLI (1882) und BALBIANI (1883) schildern die Epithelialinfektion der Harnblasenoberfläche derart, daß der eine Pol des *Myxidium* in die Substanz der Epithelzelle sich einsenkt, den Inhalt der betreffenden Zelle gewissermaßen aussaugt und so sich ernährt. Nach PFEIFFER (1890) sendet der Schmarotzer Fortsätze in die Epithelzelle hinein, während COHN (1896), LAVERAND und MESNIL (1902) dies leugneten und behaupteten, daß das *Myxidium lieberkühni* nur auf den Epithelzellen sitze oder doch nur Fortsätze

inter- nie intracellulär aussende. COHN (1896) unterscheidet zweierlei Befestigung 1. das Einsenken des einen Körperendes in die stark hypertrophierten Zellen, 2. das Festsitzen des Myxidium mit einem sohlenartig erweiterten Ende. Die Zellen, in welche das Myxidium sein Vorderende einsenkt, sind stark hypertrophiert, weisen meist keinen Kern und überhaupt keinen Inhalt mehr auf. Ich kann mich bei meinen Feststellungen der Ansicht COHN's durchaus anschließen. An meinen zahlreichen Präparaten beobachtete ich, daß bei den schwächer infizierten Harnblasen die Myxidien teils einzeln dem Epithel ansitzen, teils eine kleine Kolonie von fünf bis acht und mehr Myxidien von verschiedenster Gestalt beisammen ist, während bei stark infizierten Harnblasen beinahe das ganze Lumen der Harnblase mit allen Formen der Myxidien erfüllt und fast die ganze oberflächliche Epithelschicht von dem Parasiten befallen ist. Dabei sieht man alle Übergänge der Epithelerkrankung von der leichtesten Hypertrophie bis zur zwei- bis zehnfachen Größe der normalen Epithelzelle mit allen Stadien des Degenerationsprozesses der Zellen.

Der leichteste Grad der Epithelhypertrophie charakterisiert sich durch ein leichtes Aufquellen der Epithelzelle, die glänzend prall gefüllt und bisweilen ausgebuchtet erscheint. Die gequollenen Zellelemente wölben sich einzeln ins Lumen vor, wobei der Rand der Zelle stärker gefärbt erscheint. Sie ist hauptsächlich hypertrophiert und ausgebuchtet an der Stelle, wo das Myxidium sitzt. Die Nachbarzellen sind anfangs noch gesund. Bei diesen starken Veränderungen der Epithelzelle muß man erwarten, auch hier und da direkt die Zerfallserscheinungen antreffen zu können. Die beigefügte Abbildung zeigt deutlich diese pathologischen Veränderungen und Zerfallserscheinungen (Fig. C). Die Zellgrenzen der einzelnen Epithelien sind zum größten Teil verschwunden oder wenigstens undeutlich geworden. Das Zellprotoplasma weist kleinere und größere Lücken auf. Der lappige Rand der Epithelzelle kann wohl als eine Untergangserscheinung, ein Absterben, der Zelle gedeutet werden. Die Zelldegeneration beginnt gewöhnlich am Kerne, während das Plasma anfangs noch intakt erscheint. Erst mit dem Fortschreiten der Kernveränderung treten Zerfallserscheinungen auch im Plasma der Zelle auf. Manchmal sieht man auch die Degeneration am Kern und Plasma gleichzeitig. Die Kerne dieser hypertrophierten Zellen sind zum Teil zerfallen, zum Teil erhalten, zeigen dann aber schon die beginnende Veränderung in ihrer schwächeren Färbbarkeit an. Bei manchen Kernen ist nur noch

die Peripherie gefärbt, das Kerninnere aber farblos. Diese Kerne sind unförmig vergrößert und höckerig, indem das Kerngerüst und der Nucleolus verschwunden ist; häufig sind sie auch an den Rand der Zelle gedrängt und bleiben dann nur noch als dunkle Körper und gewissermaßen als Schollen sichtbar. Der veränderte Kern ist bisweilen noch in den größeren Myxidien anzutreffen. Die Tatsache, daß auch nicht infizierte Epithelzellen der mittleren Schicht hypertrophiert sind, spricht dafür, daß eine allgemeine Erkrankung der Epithelzellen infolge des indirekten Reizes, vielleicht auch durch toxische Reize stattfindet. Manchmal war die mittlere Epithelschicht auseinander gezerrt und größere und kleinere Vacuolen traten mir entgegen (Fig. C). Im Lumen der Harnblase bemerkt man

häufig eine geronnene, körnige, zum Teil fein granulierte Masse, in der sich stärker gefärbte Schollen erkennen lassen. Diese Masse ist als Rest der zerfallenen Epithelzellen anzusehen. Daß diese Zerfallsprodukte der Zellen nicht so häufig beobachtet werden als man vermuten könnte, erklärt sich meines Erachtens dadurch, daß, wenn einmal die Zelle zerfällt, ihre Fragmente rasch von den Myxidien aufgenommen werden und der Verdauung und Resorption anheimfallen.

Zuweilen kann man charakteristische Verlängerungen der Schleimhautfalten, gänzliche Zerstörung der Epithelschicht, bisweilen Lostrennung derselben von der Propria an den verschiedensten stark infizierten Stellen beobachten. Auch in dem Aufbau der übrigen Schichten des Organes können auf diese Weise leichte Veränderungen zustande kommen.

Es ist aus meinen Präparaten ersichtlich und scheint mir nicht ausgeschlossen, daß der andauernde Reiz der auf dem Epithel fixierten Parasiten neben den eben beschriebenen Epithelveränderungen auch eine Reaktion des darunter gelegenen Gewebes hervor-

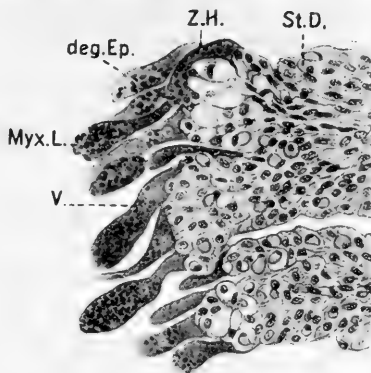


Fig. C. Harnblasenfalten von *Esox lucius*; stark infizierte Harnblasenepithelien. 140:1. *Myx. L.* *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI). *Z. H.* Zellhypertrophie. *deg. Ep.* degenerierte Epithelzellen. *V.* Vacuolen. *St. D.* Stäbchendrüsenzellen.

ruft, obgleich die Reaktion der Propria, Submucosa und des elastischen Bindegewebes erstaunlich gering ist. Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, daß eben das *Myxidium* nicht in das Gewebe selbst eindringt, sondern nur dem Epithel ansitzt. Bei leicht infizierten Harnblasen leidet das unter dem Epithel gelegene Gewebe scheinbar gar nicht. Die Harnblase kann schon ziemlich stark infiziert sein bis Veränderungen in der Propria und im Bindegewebe eintreten. Es mag das zum Teil auch darauf zurückzuführen sein, daß diese Gewebearten an und für sich eine große Widerstandsfähigkeit besitzen und sich bisweilen bei schweren Schädigungen der übrigen Gewebe erhalten. Aber immerhin sind auch hier leichte Veränderungen feststellbar. Durch Erweiterung der Maschenlücken infolge ödematöser Schwellung nimmt sichtbar die Propria und Submucosa an Dicke zu und die Zahl der Bindegewebsfasern ist vermehrt. An den verschiedensten Stellen sieht man deutlich rote Blutkörperchen ins Gewebe ausgetreten. Die Propria und Submucosa ist gefäßreicher als im Normalzustand und besonders die Capillaren sind stark erweitert und mit Blut gefüllt. Nirgends konnte ich jedoch Thromben oder auch nur Spuren von solchen feststellen. Ebenso wenig gelang es mir Gefäßrupturen, durch den Entzündungsprozeß hervorgerufen, einwandfrei nachzuweisen. Gewöhnlich bestand in der Propria und in und an der Peripherie der Submucosa eine bescheidene Leucocyteninfiltration. Auch zwischen den Epithelzellen fanden sich namentlich bei stark infizierten Harnblasen Lymphocyten, welche als solche deutlich erkennbar waren.

Die Muskulatur ist intakt; nur bisweilen glaubt man Auflockerung des Muskelgewebes feststellen zu können.

Die Serosa bot nichts Besonderes; nur die in der Subserosa befindlichen Blutgefäße weisen leichte Veränderungen auf. Die Blutgefäße zeigen etwas verdickte Gefäßwandungen, und zwar scheint bei diesem Prozeß die Intima am meisten in Mitleidenschaft gezogen zu sein.

Schlußfolgerung.

Aus dem Vorhergehenden geht hervor, daß zwar dem *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI) eine schwach pathogene Bedeutung zukommt, jedoch keine schweren Schädigungen der Hechte durch diesen Para-

siten verursacht werden. Sämtliche Exemplare, die im lebenden Zustande gefangen und in das Institut gebracht worden waren, ließen äußerlich keinerlei Veränderungen erkennen und fielen auch durchaus nicht durch Abmagerung oder andere krankhafte Symptome auf. Selbst Hechte, deren Harnblase mit Parasiten stark infiziert war, zeigten keine krankhaften Erscheinungen. Es waren große, wohlgenährte, vollfleischige und kleinere Exemplare. Auch die äußeren makroskopischen Veränderungen der Harnblase waren nicht sehr auffällig und konnten wohl leicht übersehen werden. Trotzdem rufen diese Schmarotzer, wie die Ausführungen gezeigt haben, eine zum Teil vollständige Zerstörung des Epithels der Harnblasenschleimhaut an den befallenen Stellen und leichte Veränderungen der anliegenden Gewebearten infolge des indirekten Reizes hervor.

Zusammenfassung.

Wenn ich schließlich die Resultate meiner Untersuchungen überblicke, so glaube ich die hauptsächlichsten Ergebnisse im folgenden in Kürze zusammenfassen zu können:

1. Die Sporulation findet bei *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI) auch in den Wintermonaten Dezember bis Januar statt.

2. Die Hechtharnblase ist eine längliche schlauchförmige Aus-sackung im hinteren Teil der Leibeshöhle. Die Ureteren sind sehr kurz, eine eigentliche Harnröhre fehlt.

3. Die Karpfen- und Forellenharnblase weicht in ihrem anatomischen und histologischen Bau von der Hechtharnblase ab, sie ist nur eine ampullenartige Erweiterung der Harnröhre.

4. Die durch *Myxidium Lieberkühni* (BÜTSCHLI) stark infizierten Hechtharnblasen zeigen die charakteristischen Symptome einer Cystitis: Hyperämie — feine Ramifikation — punktförmige Excrescenzen.

Normale Histologie.

5. Das mehrschichtige Zylinderepithel der Hechtharnblase besteht aus zwei Schichten von Zellen: einer Basalzellenschicht und einer oberflächlichen Schicht mit spindelförmigen zylindrischen Zellen. Im ganzen Epithel sind unregelmäßig verteilt die Schleimzellen und Stäbchendrüsenzellen.

6. Das einschichtige Zylinderepithel der Karpfen- und Forellenharnblase besitzt größere chromatinreiche Kerne.

7. Die Propria mucosae, die bei Karpfen und Forellen fehlt, besteht aus dünnem, zartem Bindegewebe.

8. Die Submucosa der Hechtharnblase zeigt einen lockeren Bau, enthält eine Anzahl von Gefäßen und die Lamina muscularis mucosa.

9. Die Muskulatur der Hechtharnblase weist eine innere längs- und äußere kreisverlaufende Muskelschicht auf, die bei den Karpfen und Forellen nicht so gut ausgebildet sind.

10. Die bindegewebige Subserosa der Hechtharnblase enthält zahlreiche Gefäße und Nerven, die bei den Karpfen und Forellen meist in der Tunica adventitia liegen.

Pathologische Histologie.

11. Die Epithelerkrankung der Hechtharnblase durch *Myxidium lieberkühni* (BÜTSCHLI) weist alle Stadien des Degenerationsprozesses auf von der leichtesten Hypertrophie bis zur zehnfachen Größe der normalen Epithelzelle und endlich bis zum völligen Untergang der Zellen.

12. Auch nicht infizierte Epithelzellen der tieferen Schicht sind verändert, was auf eine allgemeine Erkrankung der ganzen Epithelschicht hinweist.

13. Der andauernde Reiz der dem Epithel anhaftenden Parasiten ruft indirekt vielleicht durch toxische Reize eine Reaktion der unter dem Epithel liegenden Schichten hervor: Ödematöse Schwellung, Vermehrung von Blutgefäßen, bescheidene Leucocyteninfiltration, Zunahme von Bindegewebsfasern.

14. Die Blutgefäße zeigen bisweilen leichte Verdickung ihrer Wandungen mit Zubildung des sie umgebenden Gewebes.

Am Ende meiner Arbeit ist es mir ein Bedürfnis, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. DEMOLL noch an dieser Stelle für das meiner Arbeit jederzeit entgegengebrachte Interesse und für seine Ratschläge und Anregungen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Auch den Assistenten, Frl. Prof. Dr. M. PLEHN sowie Herrn Dr. SCHEURING bin ich für die gütige Beschaffung des reichlichen Materials, für die mannigfachen praktischen Winke und lebenswürdigen Ratschläge zu sehr großem Danke verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

1. 1904. AUDIGÉ, J., Sur la structure de la vessie urinaire de *Barbus fluviatilis* AGASSIZ, in: CR. Assoc. Anatom. Toulouse, Vol. 6, p. 186—187.
2. 1883. BALBIANI, E. C., Myxosporidies ou Psorospermies des Poissons, in: Microgr. Paris, Teil 7, p. 143—281.
3. 1894. BRAUN, M., Bericht über tierische Parasiten (Myxosporidien), in: Ztrbl. Bakteriol. Parasitenkunde, Vol. 14, p. 532—739.
4. 1881. BÜTSCHLI, O., Myxosporidien, in: Zool. Jahresber., Vol. 1, Heidelberg, p. 162—164.
5. 1882. —, —, in: BRONN, Class. Ordn. Tierreich., Vol. 5, Protozoa, Abt. 1, p. 570—603.
6. 1896. COHN, I., Ueber die Myxosporidien von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 2, Anat., Jena, p. 227—272.
7. 1892. DIESELHORST, R., Der Harnleiter der Wirbeltiere, in: Anat. Hefte, Abt. 1, H. 11, Vol. 4, p. 127—191.
8. 1916. DOFLEIN, FR., Lehrbuch der Protozoenkunde, 4. Aufl., Jena, p. 1015—1016.
9. 1898. —, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien, in: Zool. Jahrb., Vol. 11, Anat., p. 281—350.
10. 1901. ELLENBERGER und GÜNTHER, Grundriß der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere, p. 290.
11. 1914. ELLENBERGER und v. SCHUHMACHER, Grundriß der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere, p. 239.
12. 1908. FIEBIGER, J., Ueber Protozoen als Parasiten der Fische, in: Ber. Vers. zool.-bot. Ges. Wien, p. 32—48.
13. 1880. GABRIEL, B., Ueber die in der Harnblase des Hechtes vorkommenden parasitischen Gebilde, in: Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur, Vol. 17, Breslau, p. 188—195.

14. 1902. LAYERAN, A. et MÉSNIL, F., Sur la multiplication endogène des Myxosporidies, in: CR. Soc. Biol., Teil 54, Paris, p. 469.
15. 1854. LIEBERKÜHN, N., Ueber die Psorospermien, in: MÜLLER's Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med., Jena, p. 1—24 u. 349—373.
16. 1900. LÜHE, M., Ergebnisse der neueren Sporozoenforschung, in: Ctrbl. Bakteriол. Parasitenkunde, Vol. 27, Jena, p. 367—384.
17. 1871. OBERSTEINER, Die Harnblase und die Ureteren der Säugetiere, in: STRICKER's Handb. Gewebelehre, Vol. 1, Kap. 23, p. 521.
18. 1890. PFEIFFER, L., Die Protozoen als Krankheitserreger, 1. Aufl., p. 41, Jena.
19. 1906. PLEHN, M., Ueber eigentliche Drüsenzellen im Gefäßsystem und in anderen Organen bei Fischen, in: Anat. Anz., Vol. 28, München, p. 192—202.
20. 1902. PRÉNANT, A., Striation et ciliation de la partie adhérente du Myxidium lieberkühni, in: CR. Soc. Biol., Teil 54, Paris, p. 845.
21. 1906. SCHRÖDER, O., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien, in: Vers. Nat.-hist.-med. Ver. Heidelberg, Vol. 8, p. 445—466.
22. 1905. STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen, p. 295.
23. 1901. SZYMONOWICZ, Histologie und mikroskopische Anatomie, Warschau, p. 214—215.
24. 1895. THÉLOHAN, P., Recherches sur les Myxosporidies, in: Bull. sc. France Belgique, Paris, p. 100—394.
25. 1886. WIEDERSHEIM, P., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena, p. 744—745.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Pferde- bandwürmer unter besonderer Berücksichtigung von *Anoplocephala magna* (ABILDGAARD).

Von

Dr. Rudolf Becker in Uelzen (Hannover).

(Aus dem Zool. Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 6 und 17 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

- I. Einleitung. (Frühere Arbeiten, Material, technische Hilfsmittel.)
- II. Das Nervensystem in den Proglottiden.
- III. Das Nervensystem im Collum.
- IV. Das Nervensystem im Scolex.
 - a) Der allgemeine Bau des Scolex.
 - b) Die Nerven des Scolex.
- V. Vergleichende Schlußbetrachtungen.

I. Einleitung.

Die ersten Untersuchungen über das Nervensystem der Bandwürmer des Pferdes, sämtlich der Gattung *Anoplocephala* E. BLANCHARD (1848) angehörend, reichen in eine Zeit zurück, da man sich noch nicht zu einer klaren Vorstellung von der eigentlichen Natur der sogenannten „spongiösen Stränge“ (NITSCHKE, 1873) durchgerungen hatte.

Schon E. BLANCHARD (1847) stellte darüber Untersuchungen an

den bei Hunden und Pferden häufigsten Bandwürmern an, nämlich an *Taenia serrata* GOEZE und *Anoplocephala perfoliata* (GOEZE). Seine Schilderung vom Bau des Nervensystems, insbesondere des Kopfes, bringt folgende wichtigen Befunde (S. 116f.):

„On découvre bientôt, dans la partie centrale, une bandelette, offrant à chaque extrémité un renflement ganglionnaire peu considérable, mais néanmoins très distinct. Du chac de ces ganglions on suit deux filets nerveux rejoignant un centre médullaire situé exactement à la base de chacune des quatre ventouses. Ces centres. . . Ils fournissent plusieurs filets nerveux, dont deux entourent presque entièrement la ventouse. Entre outre les petits ganglions médians donnent encore plusieurs nerfs très grêles aux parties latérales de la tête, et en arrière, ils fournissent chacun deux nerfs d'une extrême ténuité, descendant dans toute la longueur du corps de chaque côté l'un et l'autre canal gastrique.“

A. SCHNEIDER (1873) glaubte in dem Nervensystem von *Anoplocephala perfoliata* gegenüber demjenigen anderer Cestodenarten ein solches von höchster Ausbildung gefunden zu haben. In bezug auf das Verhalten der seitlichen Hauptnervenzweige kam er zu dem Ergebnisse, daß nicht, wie BLANCHARD irrthümlich annahm, 2, sondern wie bei *Nemertes*, jederseits nur 1 Hauptstrang nach hinten zieht, den er aber technischer Schwierigkeiten wegen in seinem Verlauf nicht weiter verfolgen konnte.

Gestützt auf Beobachtungen an allen 3 Bandwurmartarten des Pferdes gab BLUMBERG (1877) eine kurze Beschreibung und zugleich Bestätigung für das Vorhandensein eines wohlentwickelten Nervensystems bei dieser Cestodengruppe. Im Scolex glaubte er allerdings ein aus mehreren verschieden großen Konglomeraten von Ganglienzellen bestehendes nervöses Zentrum zu erkennen. Er bemerkte zum ersten Male periphere Nervenendigungen an der Cuticula, wo sie als zarte Fädchen mit einer leichten Anschwellung abschließen. Von den 2 starken, leicht gewellten Nervensträngen der Gliederkette sah er sogar feine Ausläufer in die einzelnen Glieder abgehen.

In seiner Monographie über den Bau von *Anoplocephala perfoliata* stellte KAHANE (1880) u. A. fest (p. 245), daß die zuletzt genannten Nervenfortsätze unter rechtem Winkel von den an dieser Stelle verbreiterten „spongiösen Strängen“ sowohl nach der Mittelschicht als nach der Rindenschicht zu abzweigen können. An BLUMBERG's Ergebnissen übte dieser Autor eine nur zum kleinen Teil berechnigte Kritik und ließ im übrigen noch recht unsichere Vor-

stellungen über die Funktion der „spongiösen Stränge“ durchblicken. LEUCKART (1881) bestätigte alle Angaben seines Schülers KAHANE.

Die Abhandlung ZSCHOKKE's (1888) über *Anoplocephala mamillana* (MEHLIS) brachte zahlreiche, von den früheren abweichende Befunde, besonders was Form und Verhalten der Hauptcommissur sowie der daraus entspringenden apicalen Nerven des Scolex anbelangt, so daß sich in der Folgezeit das Augenmerk der Forscher vor allem diesen Punkten zuwandte.

ZSCHOKKE beobachtete, daß jeder der beiderseits nur in der Einzahl vorhandenen Längsstränge am hinteren Rande der Proglottis eine laterale Verlängerung gegen das Innere und ebenso nach außen zu schickt, die sich nicht weiter als auf ein Fünftel der Querachse deutlich verfolgen ließ.

Während KAHANE wie ZSCHOKKE einen aus vom Nervenzentrum zum Scheitel ziehenden Zweigen gebildeten „Rostellarring“ deutlich gesehen haben wollten, stellte LÜHE (1894) das Vorkommen eines solchen bei *A. perfoliata* in Abrede. Zugleich mit einer übersichtlicheren Gruppierung der Scolexmuskulatur führte er eine scharfe Trennung der vorderen Nervenzweige in Rami apicales und Rami acetabulares durch; in den Proglottiden fand er konstant 10 bis zum Endgliede fortlaufende Längsnerven vor.

Genauer noch studierte L. COHN (1899) das Nervensystem dieser Art, während er von *A. mamillana* aus Mangel an Material nur einige kurze Bemerkungen anfügte. Im folgenden werde ich verschiedentlich auf diese letzte, mehr vergleichende Arbeit über das zentrale Nervensystem der Cestoden zurückkommen müssen.

Den Schwerpunkt meiner Untersuchungen werde ich auf die Darstellung des Nervensystems der größten und seltensten *Anoplocephala*-Art, auf *A. magna* (ABILDGAARD) legen, welche bisher nur die Arbeit von SCHEIBEL (1895) behandelte. Bedeutungsvoll ist in dieser die erstmalige Erwähnung von echten Ringcommissuren zwischen den Längsnerven der Proglottiden. Die vielen Lücken in der Beschreibung und das Fehlen jeglicher Abbildungen sowie die bald nach dem Erscheinen von COHN's Untersuchungen durch TOWER (1900) veröffentlichten, hiervon wesentlich abweichenden Befunde an *Moniezia expansa* (RUD.) der Wiederkäuer waren Anlaß genug zu einer nochmaligen Bearbeitung, zu welcher mir zudem noch das gesamte, seinerzeit von SCHEIBEL angefertigte, im allgemeinen gut erhaltene Schnittmaterial zur Verfügung stand. Von den beiden anderen *Anoplocephala*-Arten habe ich das Material teils selbst ge-

sammelt und konserviert, teils der Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Dr. OLT, Gießen, Schlachthofdirektor HENGST, Leipzig, weil Obertierarzt KOCH, Hannover zu verdanken. Es war nach den gebräuchlichsten Methoden mit Formol, Sublimat, Chromsäure fixiert und in Alkohol konserviert. Die Dicke der Serienschritte betrug durchweg $10\ \mu$; soweit sie von SCHEIBEL herrührten, waren sie mittels salzsaurem Karmin (nach P. MAYER) durchgefärbt. Ich benutzte mit gutem Erfolge die von SCHAEFER (1913, p. 585) angegebene BLOCHMANN'sche Methode sowie diejenige VAN GIESON's. Beide ergaben eine gute Differenzierung der Muskulatur aus dem umgebenden, anders gefärbten Parenchym, während die Nerven nur schwach gefärbt erschienen. Allerdings hatte ein Teil der Schnitte infolge ungünstiger Lagerung während der Kriegsdauer seine Färbung in starkem Maße eingebüßt, insbesondere Schnitte, welche nach VAN GIESON behandelt waren, aber gerade hier hatten die am wenigsten Farbstoff annehmenden Nervelemente das Säurefuchsin am besten festgehalten gegenüber anderen Geweben und gaben somit recht instruktive Bilder von dem Verlauf der feineren Nervenfasern, deren Färbung wie Erforschung bekanntlich die größten Schwierigkeiten bieten.

Die vorliegende Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Landesuniversität Gießen angefertigt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGLER für die Anregung zu obigem Thema und für seine wohlwollende Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen.

II. Das Nervensystem in den Proglottiden.

Eine klare Übersicht über Lage und Verlauf des Nervensystems in den einzelnen Proglottiden des Bandwurmes verschafft man sich am besten durch Betrachtung einer Serie von Querschnitten, und zwar wählt man zweckmäßig eine solche aus dem vorderen Körperabschnitt (etwa Glied 60—80), in welchem sich die Geschlechtsorgane in voller Tätigkeit befinden. Denn hier hat gleichzeitig die Ausbildung auch der übrigen Gewebe, insbesondere der den Nerven benachbarten und zu ihnen in direkter funktioneller Wechselbeziehung stehenden Muskulatur und des Körperparenchyms ihren Höhepunkt erreicht. Es bietet sich somit das deutlichste Bild für eine morphologische Betrachtung dar. Hingegen sind in den auf den

Scolex bzw. der sogenannten Halsregion unmittelbar nach hinten zu folgenden Gliedern noch alle Zellen in lebhafter Teilung begriffen, sie erscheinen daher an dieser Stelle in dichtgedrängter Anordnung; auch ist eine differente Färbung hier noch kaum zu erzielen. Ebenso wieder im hinteren Abschnitt der Strobila, in welchem der Druck des mit den fertigen, hartbeschalteten Embryonen gefüllten Uterus auf seine Umgebung so stark ist, daß vor allem die Struktur zarterer Gewebe, insonderheit also diejenige des Nervensystems sehr notleidet. Man sieht die hier schon stark in Rückbildung begriffene Längs- und Transversalmuskulatur fast bis nahe an die Zellen der Subcuticula gequetscht, etwa dazwischen liegende feinere Nervenzweige würden also, falls solche, obgleich funktionslos, noch vorhanden sein sollten, nicht mehr gut wahrnehmbar sein. So war es z. B. bei einer nicht geringen Anzahl der für andere Untersuchungen noch recht brauchbaren SCHEIBEL'schen Präparate tatsächlich der Fall, wo dann, etwa von den Gliedern 180—200 an, nicht einmal die medianen Längsnervenstränge mehr zu erkennen waren.

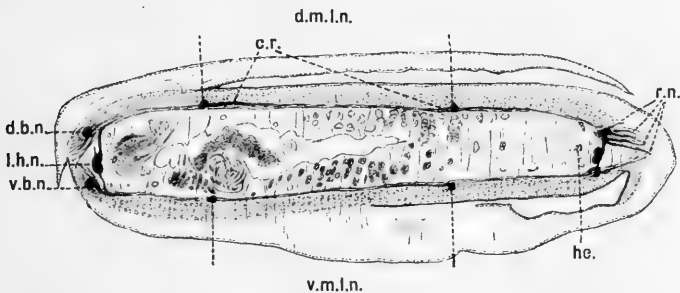


Fig. A. Querschnitt durch eine vordere Proglottis (etwa Glied 70—80). 6:1.

Die Längsnerven. Fig. A zeigt einen solchen Querschnitt durch eine auf höchster Entwicklungsstufe sich befindende Proglottis. Schon bei schwacher Vergrößerung können wir die quergetroffenen, wohl allen Taniiden zukommenden zehn Längsnervenstränge erkennen, welche ohne Unterbrechung durch den ganzen Tierkörper verlaufen. Sie sind, wenn auch oftmals weniger deutlich, selbst in den letzten Proglottiden noch nachweisbar und erfahren in ihrer Lage nirgends wesentliche Verschiebungen.

An jedem Rande, dem linken genitalen, das heißt dort, wo bei *Anoplocephala magna* die Geschlechtsorgane in Cirrus und Vagina ausmünden, finden wir ebenso wie am rechten agenitalen Rande je

drei starke Nerven, die lateralen Längsnervenstränge. Von diesen liegt der weitaus kräftigere rechts ziemlich genau auf der Transversalachse des Querschnitts, links hingegen ist er durch den umfangreichen Cirrusbeutel ein wenig ventralwärts verdrängt (*l. h. n.*).

Beide haben keine runde oder regelmäßig ovale Querschnittsform, sondern erscheinen an ihrem inneren Rande leicht nabelartig eingezogen, man nennt sie die „Hauptlängsstränge“. Ich habe an diesen Präparaten für den am Genitalrande belegenen Hauptlängsnerv etwa $80:175\ \mu$, für den gegenüberliegenden $70:150\ \mu$ als maximale Durchmesser festgestellt. Gewisse Schwankungen, bis zu $10\ \mu$ groß, kommen dabei in jeder Proglottis vor und entsprechen den Verdickungen und Verschmälerungen der Nerven an den Einmündungsstellen ihrer Quercommissuren bzw. Eintrittsstellen aus der benachbarten Proglottis. Später verringert sich der Durchmesser erheblich, und wir finden an den letzten Gliedern, wo es schon zur Entleerung der Embryonen gekommen ist, nur mehr etwa $40:60\ \mu$ für beide.

Die Hauptlängsstränge waren von allen Nerven überhaupt bei Cestoden am frühesten als solche erkannt, indem sie, nach außen zu von den Hauptexcretionsgefäßen (*h. e.*) gelegen, diese in konstantem Abstände, in unserem Beispiel sind es etwa $200\text{--}300\ \mu$, in ihrem ganzen Verlauf begleiten und sich dem umliegenden Parenchymgewebe gegenüber durch eine deutliche Abgrenzung, nämlich durch ein mehr oder weniger dichtes, hüllenartiges Zusammengedrängtsein der Parenchymzellen selber abheben. Von einer eigentlichen Hüllmembran, wie sie noch BLUMBERG (1877) vermutete, kann gleichwohl keine Rede sein. Daß die Längsstränge, ebenso wie die Excretionsgefäße, auf ihrem Wege durch jede Proglottis, besonders auf der rechten Seite, einen regelmäßigen, sanften, nach außen konkaven Bogen beschreiben, der je nach dem Kontraktionszustande, in welchem das Tier konserviert wurde, verschieden groß ist, erkennt man am deutlichsten auf medianen Flächenschnitten (Fig. D, E). Auch der Abstand der Hauptnerven vom Rande selber ist im allgemeinen ziemlich konstant, hier etwa $400\ \mu$. Die Struktur erscheint auf dem Querschnitt als diejenige eines weitmaschigen Netzes. Die Maschen haben durchweg eine Weite bis zu $25\ \mu$ aufzuweisen, und dieses Merkmal kennzeichnet sie auch gegenüber den etwas engmaschiger ($10\text{--}15\ \mu$) erscheinenden Querschnitten der sogenannten lateralen Begleitnerven, von denen jederseits zwei vorhanden sind, je ein dorsaler (*d. b. n.*) und ein ventraler (*v. b. n.*). Sie liegen randwärts von ihrem zugehörigen Hauptlängsnerven, und zwar am

rechten Rande beide gleich weit von diesem entfernt, etwa $90\ \mu$ in unserem Beispiel. COHN (1899) begründet die für Anoplocephalinen charakteristische Lage, welche er mit den Ecken eines nach außen offenen gleichschenkligen Dreiecks vergleicht, damit, daß bei der Abzweigung der Begleitnerven vom Hauptnerven — sie geschieht im hinteren Teile des Scolex, dicht hinter der Hauptnervencommissur — infolge der gewaltigen Ausdehnung der Saugnäpfe ein gewisser Platzmangel eingetreten sein soll. Diese Ursache kann aber für den weiteren Verlauf der Nerven nicht in Frage kommen, sonst müßten sie ja zumindest im Collum die bei den Tänien stets anzutreffende dorsoventrale Lage wieder einnehmen. Der Grund für eine solche Abweichung dürfte im ganzen Bau des Tieres, in der breiten Körperform wie der Anordnung seiner Muskulatur zu suchen sein. Im Gegensatz zur rechten Seite kommt es auf der Genitalseite zu einer größeren Annäherung, unter Umständen fast zur Berührung zwischen dem Hauptlängsnerven und seinem ventralen Begleiter. Jedoch ist zu beachten, daß ersterer immer noch ein Bestandteil der Mittelschicht des Körpers bleibt, das heißt in dem von der dorsalen und ventralen Transversalmuskulatur umschlossenen Raum belegen ist, welche von einem Rande zum anderen verläuft, unmittelbar einwärts von dem dicken Hüllmantel der Längsmuskeln. Dagegen liegen die Begleitnerven schon zwischen den divergierenden, sich am Rande gegenseitig überkreuzenden Fasersträngen beider Flächen, müssen also der Außenschicht des Körpers zugezählt werden. Für die lateralen Begleitnerven ist charakteristisch: die rundlich ovale Form ihres Querschnittes, wobei die Längsachse schräg transversal, nicht dorsoventral wie diejenige der Hauptnerven liegt; die noch ziemlich erheblichen, paarweise genau gleichen Ausmaße (z. B. $60:75\ \mu$ auf der linken Seite, $40:50\ \mu$ auf der rechten Seite) und endlich die schon oben erwähnte feinere Netzstruktur der Maschen. In älteren Gliedern geht das Maß auf kaum $20:30\ \mu$ zurück.

Außer diesen 6 lateralen Nervensträngen hat man, viel später erst, wahrscheinlich weil gerade diese von Muskeln dicht umgebenen Stränge vielfach stark deformiert werden, weitere 4 konstante Längsnervenstränge erkannt. SCHEIBEL (1895) deutete sie noch nicht sicher. Er sah „auf der dorsalen wie ventralen Seite noch andere, jedoch viel schwächere Längsnervenstränge“, von denen er eine beschränkte Anzahl annahm. Es sind dies die medianen Längsnerven, und zwar sind je 2 dorsale (*d. m. l. n.*) und 2 ventrale (*v. m. l. n.*) an genau korrespondierenden Stellen, gleichweit von den Rändern bzw. den ent-

sprechenden lateralen Begleitnerven entfernt, direkt zwischen Transversal- und Längsmuskulatur eingeschoben. Ihre Querschnitte haben aus diesem Grunde eine vielfach wechselnde, bald schmalere elliptische, bald mehr rundliche Gestalt, je nach dem Contractionszustande des Tieres oder des vorliegenden Teiles. Auch sind die Maße etwas größer als die vorher für die Begleitnerven angegebenen, und zwar sind alle vier Nerven gleich groß, z. B. $56:60\ \mu$. In der größeren Struktur zeigen sich ihnen gegenüber keine Abweichungen; an älteren Gliedern können diese Nerven schließlich sehr undeutlich werden. Bemerkenswert ist die durch vergleichende Messungen gewonnene Feststellung, daß der Abstand der dorsalen wie ventralen Mediannerven voneinander stets doppelt so groß war wie der Abstand der einzelnen Mediannerven von ihrem nächsten lateralen Begleitnerven. In unserem Beispiel fand ich 6 bzw. 3 mm. In unentwickelten sowie überreifen Gliedern ist dieses Verhältnis natürlich ein anderes.

Die Außennerven. Im Zusammenhang mit LÜHE's (1896 a) Beobachtung einer Spaltung der Körperlängsmuskulatur in eine schwächere äußere und eine stärkere innere Schicht bei verschiedenen Cestoden und Auffindung eines dementsprechenden Nervenplexus bei *Ligula* (1896 b) hat COHN (1899) aus Gründen der Homologie bei *Anoplocephala perfoliata* das Vorkommen weiterer konstant auftretender Längsnerven als ziemlich sicher hingestellt. Diese sollen nach Art der eben beschriebenen 10 Längsnervenzweige als „Außenlängsnerven“ das von COHN gleichfalls neu aufgefundene System der „Außencommissuren“ in der Längsrichtung miteinander in Verbindung bringen.

Ich habe bei *Anoplocephala magna* weder für das Vorhandensein von typischen Außencommissuren noch von diesen untereinander verbindenden Längsnerven irgendwelche bestimmten Anhaltspunkte gewinnen können. Vielleicht sind nicht einmal bei *A. perfoliata* Außencommissuren vorhanden; jedoch schlosse an sich der unverhältnismäßig breite Randabschnitt, bedingt durch die „Blätterbildung“ der Proglottidenränder, gerade bei dieser Art die Notwendigkeit einer besonderen, in COHN's Sinne noch „zentralen“ Versorgung mit Nerven nicht aus. Allein, eine genaue Nachprüfung aller meiner zahlreichen, nach verschiedenen Methoden behandelten Präparate konnte mich nicht zu COHN's Überzeugung bringen. Wohl war die Trennung der Längsmuskulatur in 2 Schichten einigermaßen deutlich ausgeprägt, aber selbst in sterilen Proglottiden von *A. perfoliata*, wo keine so

starken Spannungen und Zerrungen in den Geweben vorkommen können wie in mit Geschlechtsorganen gefüllten Gliedern, war es mir niemals möglich, ein Außennervensystem von solcher Form nachzuweisen. Wären tatsächlich bei *A. magna* außen Längsnerven vorhanden, so glaube ich, würden sie mir am gut konservierten Material auch wegen der im übrigen recht bedeutenden Ausmessungen des ganzen nervösen Apparats gerade bei dieser Art nicht entgangen sein. Nicht einmal die Außencommissuren, welche von den inneren Commissuren durch die dicke Lage der Längsmuskeln getrennt, durch zahlreiche, die Muskelmassen unregelmäßig durchsetzende,

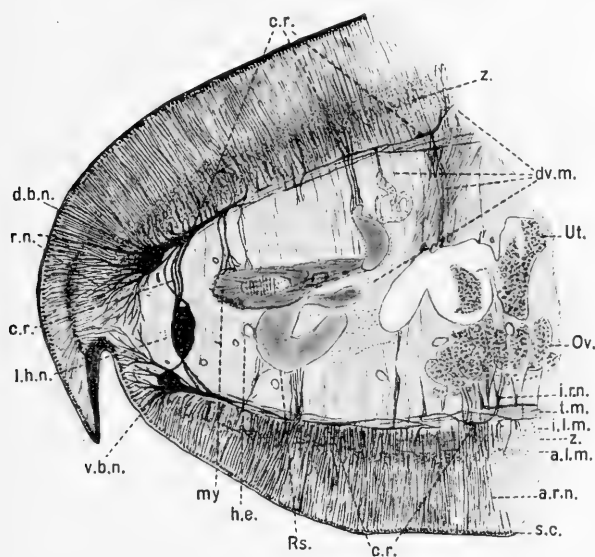


Fig. B. Genitaler Rand der Fig. A. Stärker vergr.

radiäre Fasern in Zusammenhang mit diesen stehen sollen, sind hier als solche anzusprechen. Zwar haben wir auch bei *A. magna* einen nur durch eben angedeutete Spaltung der Längsmuskulatur in ein äußeres und ein inneres Blatt erzeugten, mit zartem Gewebe angefüllten Zwischenraum (Fig. B z) von 20 bis höchstens 30 μ Breite, aber es geht nicht an, das ganze, in diesem Raum vorhandene Gewebe ohne weiteres ausschließlich als Nervengewebe deuten zu wollen. Hierzu wird man allerdings verleitet, wenn man die Schnitte nach Karmin-Kernfärbung mit Indigo-Karmin und Pikrinsäure nachbehandelt, ein entsprechender Versuch machte mir dies als Ursache

für COHN's Auffassung wahrscheinlich. Alle anderen Färbungsmethoden hatten nicht dieses Resultat.

Man beobachtet nun recht gut (Fig. B), wie von dem weiter unten zu beschreibenden, wirklich vorhandenen Commissurenring (*c. r.*), nach COHN dem inneren, in dazu senkrechter Richtung, in ziemlich gleichgroßen Abständen voneinander, feine, gleichartig gefärbte Nervenfasern (*a. r. n.*) nach außen zwischen die auf die Transversalfasern (*t. m.*) folgende innere Gruppe der Längsmuskeln (*i. l. m.*) dringen, sich in dem eben genannten Zwischenraum (*Z*) etwas verbreitern, gewissermaßen ausdehnen, da hier wieder genügend Platz und kein allzu starker Muskeldruck vorliegt, dann aber zum größten Teile auch noch die äußere Gruppe der Längsmuskeln (*a. l. m.*) durchbrechen, um entweder direkt zur Cuticula zu gelangen, genau so wie es die aus der Mittelschicht des Körpers stammenden dorsoventralen Muskelfasern (*d. v. m.*) überall tun; oder vorerst noch eine engere Verbindung mit dem „subepithelialen Nervenplexus“ (ZERNECKE, 1896) bzw. den multipolaren Zellen, d. h. den Myoblasten der subcuticularen Ringmuskeln einzugehen. Die schließliche Endigung der feinen Fasern geschieht dann, wie bereits BLUMBERG (1877) beobachtete, und ich aus eigener Anschauung bestätigen kann, in einer kleinen Anschwellung zwischen den genannten dorsoventralen Muskeln. Die Cuticula weist auf ihrer Innenfläche dementsprechende, regelmäßig angeordnete Grübchen für diese Anschwellungen auf, wie aus ganz dünnen Flächenschnitten hervorgeht.

Nach COHN dagegen ist die, im ganzen genommen natürlich parallel zum Commissurenring liegende Zone, welche ziemlich frei von Längsmuskulatur ist, als „Außenring“ anzusehen. Er fand solche Parallelringe stets in gleicher Höhe und in jeder Proglottis demnach auch in gleicher Anzahl wie die Innencommissuren. Man fragt sich unwillkürlich, welchem besonderen Zwecke ein solches äußeres (zentrales) Nervensystem dienen könnte, zumal jegliche Analogie eines solchen Vorkommens bei anderen gut untersuchten Formen bis jetzt fehlt. Es dürfte sich ja nicht dabei um ein ungemein zartes, schwer auffindbares Fasersystem handeln, zumal bei den ganz beträchtlichen Ausmaßen des Zwischenraumes, in welchem die sämtlich dorsoventral verlaufenden Muskelfibrillen nur einen gewissen Teil des Inhaltes ausmachen können. Der größte Teil dürfte demnach wohl dem Grundgewebe des Körpers angehören, welches sich in seiner Textur nicht wesentlich von den entsprechenden Elementen des übrigen Körpers unterscheidet.

Die Quercommissuren. Die wichtigste Feststellung am

Nervensystem der *Anoplocephala magna*, welche SCHEIBEL (1895) zu verdanken ist und von BRAUN (p. 1297 in der Fußnote) zunächst nur mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen wurde, ist in seinen folgenden Sätzen (p. 18) ausgesprochen: „Ferner beobachtete ich, daß auch die Nervenstämmen der beiden Seiten miteinander in Verbindung stehen. Denn in jeder Proglottis finden wir zwei Quervercommissuren, eine dorsale und eine ventrale, welche zwischen Längs- und Quermuskulatur ihre Lage haben und die Nervenstämmen ver-

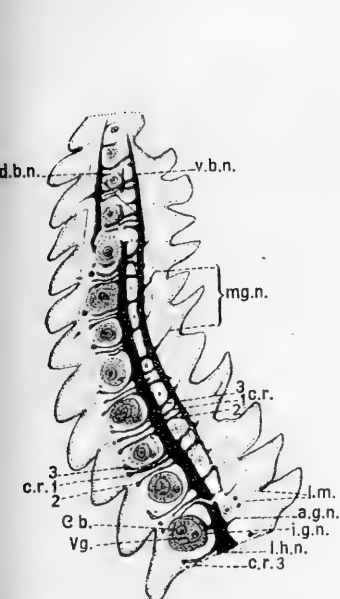


Fig. C. Sagittalschnitt durch mehrere jüngere Proglottiden in der Ebene der linken lateralen Längsnervenstämmen. 12:1.

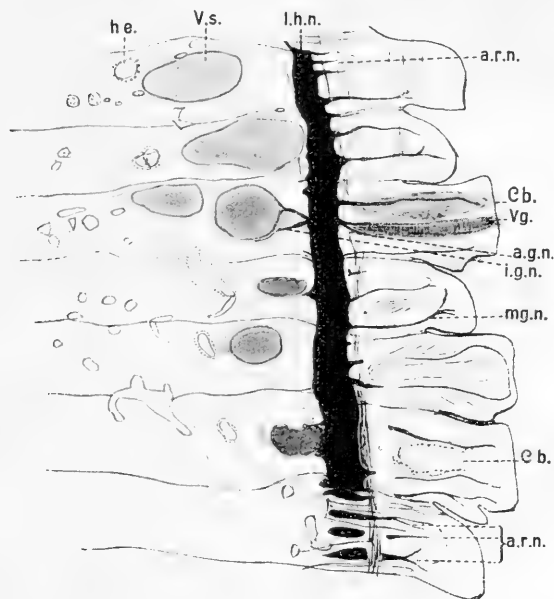


Fig. D.

Teil eines Flächenschnitts durch den linken Hauptlängsnerven.

binden. Da sich diese Commissuren in derselben Höhe wie die zwischen den drei Seitenstämmen befinden, so ist in jedem Gliede ein vollständiger Nervenring vorhanden.“ SCHEIBEL war dieses Verhalten der Commissuren an den ersten und letzten Schnitten seiner Serien in sagittaler Richtung aufgefallen, wo sich ein doppeltes Leiterwerk von Nerven ausbildet (Fig. C).

Recht instruktive Bilder von dem Verlauf der Commissuren ergeben auch horizontale Flächenschnitte (Fig. D, E, F), wo man diese in jeder Proglottis einander parallel in genau senkrechter Richtung

zu den Längsnervenstämmen hinziehen sieht. Insbesondere in der Nähe der Mediannerven ist dies sehr deutlich erkennbar, wo Längs- und Quermuskulatur auf dem gleichen Schnitt nebeneinander getroffen sind. Da kommt man freilich noch zu etwas anderen Ergebnissen als SCHEIBEL. Es sind auch bei *Anoplocephala magna*, ganz ebenso wie es COHN (1899) für *A. perfoliata* festlegte, im ganzen je 3 solcher Commissuralringe in jeder Proglottis anzutreffen, je einer am vorderen und hinteren Gliedrande, der dritte rechts genau in der Mitte dazwischen, links hingegen durch den ausgedehnten

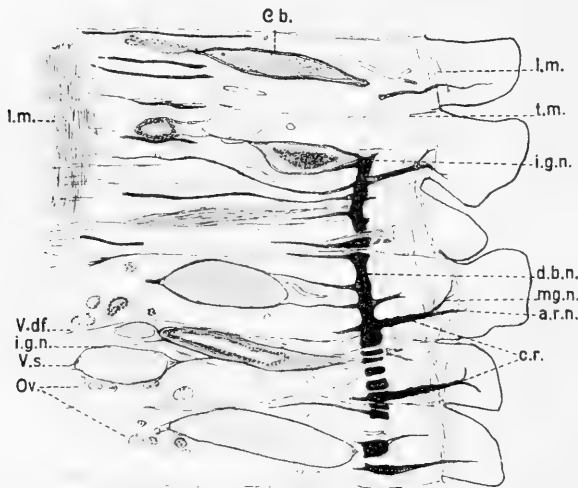


Fig. E.

Teil eines Flächenschnitts durch den linken dorsalen Begleitnerven.

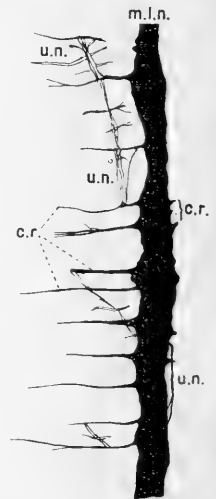


Fig. F. Teil eines Flächenschnitts durch den linken dorsalen Mediannerven.

Cirrusbeutel nach vorn, d. h. also in die Nähe der vorderen Commissur verschoben. Demnach tritt der Cirrus zwischen Ring 2 und 3 in jedem Gliede nach außen.

Dieselbe Tatsache läßt sich schließlich auch an der Querschnittsreihe klarmachen, von welcher unsere Betrachtung ausging (vgl. Fig. A u. B). Man braucht dabei nur einen ganz bestimmten Abschnitt der Mittelschicht, z. B. das Stück zwischen den rechten oder linken Mediannerven zu fixieren, und verfolgt nun die Bilder der Serie so lange, bis genau das gleiche Bild wieder auftritt. Wir sind dann um eine ganze Proglottis weitergeschritten und haben stets einen sechsmaligen Wechsel im Auftreten und Ver-

schwinden der Nervencommissur zwischen Längs- und Transversalmuskulatur erkannt, als ein Beweis dafür, daß tatsächlich drei Nervenringe da sind. Dort, wo auf dem Querschnitt die Nervenringe auftreten, erfolgt zugleich eine gewisse Verdrängung der inneren Längsmuskelbündel nach außen, während die Transversalmuskeln, ohne ganz zu verschwinden, zum großen Teil aus der Ebene nach vorn bzw. hinten verlagert sind.

Die Commissuren verbinden zunächst die drei lateralen Längsnerven jedes Randes untereinander, dann aber diese mit den Medianen und schließlich in direkter Fortsetzung auch diese unter sich miteinander. Jeder Nervenring ist somit überall ein völlig geschlossener, wenn auch auf unseren Querschnitten bei der Größe des Tieres niemals ein ganzer Ring sichtbar wird. Wegen der Lage der Hauptstämme sind die Commissuren an den Rändern etwas eingebuchtet, was jedoch an der Genitalseite wegen der Ausdehnung der Geschlechtsorgane nicht so deutlich ist wie auf der Gegenseite.

Die Vereinigung der 3 Lateralnerven geschieht nun folgendermaßen miteinander (Fig. B): Es gehen nicht etwa alle Fasern der Commissur unmittelbar in diejenigen des Hauptlängsstranges über, sondern es findet erst eine teilweise Abgabe von gleichartigen Faserbündeln an den zugehörigen Begleitnerven statt, während der Rest der vom Nervenringe stammenden Fasern diesen von innen und außen her umgreift. Die große Mehrzahl der Fasern biegt am Rande halbkreisförmig um und legt sich nur an den Hauptstrang eng an, um mit ihm einen Faseraustausch vorzunehmen. Dann wenden sie sich zur Gegenseite hinüber, wo sich die Fasern dem dortigen Begleitnerven gegenüber ganz entsprechend, wie es vorher für den anderen Begleitnerven beschrieben wurde, verhalten. Die zu den Begleitnerven gesandten Faserzüge erreichen nun nicht in diesen ihren Endpunkt, sondern legen sich nur zwecks Austausches von Fasern eng an dieselben an, ziehen darauf, ähnlich wie die äußeren radiären Nerven, welche aus den Commissuren in ihrem ganzen Verlaufe entspringen, als 4 stärkere und einige schwächere Nerven in der Ebene des Commissurenringes strahlenartig nach außen, wo sich dann ihre Verästelungen zwischen die hier ebenso auseinanderweichenden Transversalmuskeln verteilen.

Ganz besonders ausgeprägt sind diese Radiärnerven stets an der Genitalseite (Fig. A u. B r. n), und zwar in Höhe des hinteren Ringes jedes Gliedes, wo offenbar noch Beziehungen der Nerven zum muskulösen Teil des Geschlechtsapparates vorliegen.

Es zeigt sich somit, daß die 3 Nervenringe jeder Proglottis einander nicht völlig gleichwertig sind, und bei genauerem Zusehen ergeben sich noch weitere Eigentümlichkeiten an ihnen. Während die Stärke der Ringe dorsal und ventral gleich erscheint, 20–30 μ je nach Größe des Tieres, Contractionszustand und Entwicklungsstufe der Glieder, ist der hintere Ring in seinem Randabschnitt wohl immer bedeutend dicker als die beiden davor gelegenen. So kommt es, daß er als besonders ins Auge springend bei *A. magna* von SCHEIBEL als einzig vorhandener Nervenring beschrieben wurde. Bei anderen Cestoden wurden verschiedentlich nur hintere Commissuren oder Andeutungen davon erkannt. Vielleicht hängt diese stärkere Ausbildung, bei *A. magna* wenigstens, zum nicht geringen Teile mit der deutlichen Entwicklung einer aus Dorsoventralmuskeln gebildeten Abschlußplatte von fast 15 μ Durchmesser zusammen, auf welche schon SCHEIBEL (p. 17) hinweist.

Von einem besonderen „Seitenganglion“ des Hauptlängsnerven an der Abzweigstelle der Commissur, wie es sich nach TOWER (1900) bei *Moniezia expansa* vorfindet, kann bei *A. magna* gleichwohl nicht gesprochen werden. Wegen der Kürze der Glieder folgt auf jede, höchstens 6–10 μ große Einschnürung in gleichem Abstände jedesmal eine Erweiterung für die nächste Commissur. Dabei kann man wohl die Anlagerung einer Schicht von Ganglienzellen wahrnehmen, welche im weiteren Verlaufe der Längsnerven wie auch der Commissuren seltener anzutreffen sind. Von den verdickten Stellen gehen nun sowohl nach außen wie nach innen Nervenfasern ab, und zwar nicht bloß die oben genannten Radiärnerven. Vor allem läßt sich auf Flächenschnitten am deutlichsten ein großer Nerv an der hintersten Abzweigstelle der Commissuren unterscheiden, auf den ich noch einmal zurückkommen werde, ich meine den „Marginalnerven“ (COHN, 1899), welcher von TOWER (1900) als „Lateralnerv“ bezeichnet wurde (Fig. C, D, E *mg. n.*).

In der medianen Mittelebene geht nach außen wie nach innen je ein kurzer, dicker Stamm zunächst horizontal, dann gabelt er sich in 2 gleiche Äste, welche von vorn und hinten her um Cirrusapparat, Vagina, Receptaculum seminis und Vas deferens laufen. Es sind dies die äußeren und inneren Genitalnerven, welche TOWER für *Moniezia* zuerst beschrieben hat, wo nur ein Paar in gleicher Höhe vorkommt, da nur ein Lateralnerv, der Hauptlängsnerv, ausgebildet ist. Hier dagegen senden auch die Begleitnerven ihre Genitalnerven aus (Fig. E *i. g. n.*). Sieht man sich die Fasern der um den

Cirrusbeutel gehenden Nerven genauer an (Fig. B), so erkennt man, daß sie in Gestalt eines feinen Netzes diesen umhüllen, ohne aber zwischen die hier sehr dichten Muskelplatten des Organes einzudringen. Es kommt vielmehr nur zu einer Verbindung mit den großen, blasigen Zellen, welche damals von SCHEIBEL als „Prostatazellen“, von anderen als Myoblasten der Muskelfasern angesprochen wurden und als geschlossene, einfache Zellschicht um den Muskelmantel gelagert sind (Fig. B *my*). Ihre vielen feinen Fortsätze treten, genau wie die Myoblasten der übrigen Körpermuskulatur, sowohl an die äußeren longitudinalen Muskeln als auch durch diese hindurch zu den inneren zirkulären Muskeln des Cirrusbeutels. Sie sind also wohl als Vermittler der Nerventätigkeit aufzufassen, zumal Drüsenausführgänge ganz und gar fehlen.

Über die Ausbildung eines Marginalnerven, welcher nach TOWER bei *Moniezia expansa* vom Lateralnerven aus dem Bündel peripher gerichteter Radiärfasern abzweigt, bekommt man ebenfalls durch Flächenschnitte näheren Aufschluß (vgl. Fig. D *mg.n*). Auch hier läuft dieser wohlentwickelte Nerv nur in ein und derselben Proglottis bis zu seiner feineren Verzweigung am vorderen Rande in einem schwachen Bogen dahin, ohne mit dem entsprechenden Nerven der vorausgehenden Proglottis in Verbindung zu treten. Nicht ganz sicher läßt es sich behaupten, daß seine Ausläufer mit den um Cirrus und Vagina ziehenden Endfasern des äußeren Genitalnerven im Umkreise des Atrium genitale Verbindungen eingehen, es erscheint dies jedoch nicht ausgeschlossen. Damit komme ich zu dem sicheren Ergebnis, daß bei *A. magna* ein aus dem Marginalnerven von COHN (1899) abgeleiteter feiner „Außennerv“, welcher parallel den Hauptlängsstämmen auf gleicher Achse mit ihnen, aber nach außen zwischen die Transversalmuskeln verschoben ist, nicht existiert. Wir haben vielmehr ein Verhalten, wie es COHN selbst für *Taenia saginata* abgebildet hat [taf. 8, fig. 20 A], wo einfach aus dem hinteren Teil der Längsnervenstämme strahlenförmig stärkere Äste in die peripheren Randteile der Proglottis gehen. Von diesen sind die wichtigsten: der äußere Genitalnerv, der Marginalnerv, sowie ein entgegengesetzt diesem nach dem Rande des hinteren Proglottiswulstes ziehender kurzer, dicker Nerv, den auch TOWER bei *Moniezia* erwähnt.

Gleichfalls auf Querschnitten bekommt man Aufschluß über die Frage: wie werden die inneren Genitalien, d. h. also die Hodenbläschen und Ovarialschläuche der Proglottiden innerviert? Von den Ringcommissuren laufen nämlich genau entgegengesetzt den, in peri-

pherer Richtung gegen die Längsmuskulatur ziehenden Faserzügen ebensolche schwächeren Radiärfasern neben den Dorsoventralmuskeln her in die Mittelschicht des Körpers. Sie treten an gewissen Stellen auf dem kürzesten Wege an die Follikel bzw. an deren Muskeln, welche sich ihrer Funktion nach als Trennungs- und Austreibungsmuskeln der Keimhaufen um dieselben herumgelegt haben (Fig. B i. r. n).

Schließlich habe ich an oberflächlichen, ganz dünnen Flächenschnitten von *A. magna* noch besondere Verbindungen wahrnehmen können, welche die benachbarten Ringcommissuren außer durch die 10 Längsnerven noch sekundär in Zusammenhang bringen (Fig. F u. n). Es sind etwa 5μ starke, gerade Nervenfasern, die nicht wie die Längsnerven senkrecht zu den Ringen laufen, sondern in verschieden schräger Richtung ihren Weg zwischen den Commissuren nehmen. Sie liegen ebenso wie die Ringcommissuren direkt an der Grenze zwischen Längs- und Transversalmuskeln und heben sich deshalb gut von ihrer Umgebung ab. Man sieht sie stets nur durch wenige Ringe laufen und schließlich an einer der großen Myoblasten der Längsmuskulatur endigen. Am Rande der Glieder können solche Nervenfasern sogar manchmal diagonal d. h. von der dorsalen zur ventralen Seite von einem Nervenring zum nächstfolgenden gelangen. Besonders an Sagittalschnitten durch junge Proglottiden läßt sich diese Tatsache nicht selten erkennen (Fig. C). Ich halte es nicht für notwendig, diesem letztgenannten System von Nervenfasern einen besonderen Namen zu geben, denn ich sehe in ihm den letzten Rest eines bei *Anoplocephala magna* nur schwach ausgeprägten unregelmäßigen Nervennetzes, welches bekanntlich bei anderen Cestodengruppen, selbst noch bei *Taenia crassicollis* (vgl. COHN, Textfig. B) in ziemlich guter Ausbildung auftritt und letzten Endes als Ursprungsform des ganzen Nervensystems anzusehen ist, aus welchem sich Längsnerven wie Quercommissuren herausdifferenziert haben.

Daß die Innervation der Muskulatur durch ihre Bildungszellen selber geschieht, haben schon BLOCHMANN und ZERNECKE (1895) insbesondere an den subcuticularen Ringmuskeln nachgewiesen, hier haben wir eine Bestätigung dafür an den Transversalfasern der Glieder.

Der feinere Bau der Nerven.

Der histologische Aufbau der Nervenstämme zeigt keine wesentlichen Abweichungen gegenüber demjenigen bei anderen Cestoden.

Das erwähnte netzförmige Maschenwerk der Querschnitte erweist sich als ein aus welligen, verschieden starken Fasern — COHN nennt sie Gliafasern und weist sie dem Grundgewebe zu — aufgebautes Stützgerüst, welches in der Längsrichtung betrachtet ganz feine Fasern, die eigentlichen leitenden Fibrillen (im Sinne APÁTHY's) zwischen sich in einer homogenen Grundmasse der Maschenräume eingebettet erkennen läßt. In VAN GIESON-Präparaten sah ich in diese Substanz lauter feine Körnchen eingestreut, die wohl der Granulierung entsprechen, welche LANG erwähnt. An Zellen finden sich einerseits die etwa $4\ \mu$ großen Parenchymzellen mit ihrem infolge dunklerer Färbung der Zellen schwieriger erkennbaren runden, $2,5\ \mu$ großen Kern. Diese Zellen liegen sowohl von außen her den Stützfasern als Gliazellen an, als auch dringen sie ins Innere der Nervenstränge selber ein. Seltener anzutreffen sind die größeren ovalen Ganglienzellen. Bei *Anoplocephala magna* messen sie ziemlich konstant $14:10\ \mu$ im Durchmesser; ihr Kern ($6:4\ \mu$) ist bläschenförmig und birgt im Zentrum ein sehr deutlich gefärbtes, rundes Kernkörperchen. Das Zellplasma hat gleichfalls eine körnige Struktur, ähnlich der in den Maschen liegenden Granulierung, und entsendet etwa $4-6\ \mu$ lange Fortsätze, die auf der Fläche betrachtet sternförmig erscheinen, zwischen die Stützfasern. Die durch ihre Größe auffallenden Ganglienzellen liegen nach ZSCHOKKE (1888) und SCHEIBEL (1895) nicht im Innern der Stämme, sondern direkt neben den Hauptstämmen und hinter den Commissuren, ich fand sie jedoch nicht selten im Innern derselben vor, und zwar dort, wo die Stränge etwas an Breite zugenommen haben und die Fasern zugleich mehr auseinanderrücken. Auf Querschnitten sieht man sie dort zu drei oder vier in einer Reihe nebeneinander an der Peripherie des Netzovals der Hauptstämmen liegen.

TOWER (1900) unterscheidet bei *Moniezia expansa* zwischen „binding cells“, welche die Nervenbündel zusammenhalten sollen und sternförmigen „mesodermal cells“, außerdem finden sich die wirklichen „ganglionic cells“ vor.

COHN (1899) hat erkannt, daß die Ganglienzellen der übrigen Längsstämme sich durch ihre spindelförmige, langgestreckte Form und eine entsprechende Gestalt ihrer Kerne von denjenigen in den gangliösen Anschwellungen der Hauptstämmen und Commissuren unterscheiden und dieses Merkmal auf verschiedengradige Kontraktionszustände derselben Formen zurückgeführt. Ich kann diese Tatsache hier bestätigen.

An den feineren Nervenverzweigungen werden die Gliafasern

immer spärlicher, schließlich fehlen sie gänzlich, wo dann die Fibrillen direkt zu den (motorischen) Ganglienzellen bzw. Myoblasten der Muskelfasern gehen. Diese ähneln hinsichtlich ihrer Größe den übrigen Ganglienzellen, nur erscheinen ihre Dendriten, durch kein Stützgerüst mehr eingeeengt, deutlicher und verteilen sich gleichmäßig zwischen die einzelnen Fasern der Muskelbündel.

III. Das Nervensystem im Collum.

Das Collum ist bei *Anoplocephala magna* durch einen sehr breiten, vom hinteren Rande des Scolex sich weit nach hinten manschettenartig über die ersten Glieder schiebenden Ringwulst verdeckt und wird äußerlich durch das Fehlen der Gliederung charakterisiert. In dieser zwischen Kopf und Proglottidenkette eingeschalteten Übergangszone befindet sich das Nervensystem naturgemäß noch auf einer niederen Entwicklungsstufe. Infolge der gedrängten Anordnung der Zellen entzieht sich außerdem vieles einer genaueren Beobachtung.

Die zehn Längsnervenzweige der Proglottiden finden sich auch hier vor und erhalten ebenso wie in den ersten Proglottiden eine schöne Abgrenzung gegenüber ihrer Nachbarschaft insbesondere gegenüber dem, sich nach der eigentlichen Wachstumszone zu immer mehr zusammenschiebenden, fast nur noch aus angehäuften Zellkernen bestehenden, und deshalb ganz dunkel gefärbten Parenchym.

Auch die Muskelfasern haben sich mit Ausnahme einzelner langer Längsfaserzüge noch nicht aus den Zellkomplexen in lockere, streifige Bündel gesondert. Um so schärfer heben sich die kaum gefärbten, daher hell durchschimmernden Bänder der Längsnerven auf Flächenschnitten davon ab; ebenso deutlich sind fast überall die Commissurenringe sichtbar. Die Stärke der Nerven hat in diesem Körperabschnitt schon erheblich abgenommen, und ihre Abnahme dauert an, bis sie unmittelbar an das Hinterende des Scolex gelangen, dann erfolgt wieder eine Dickenzunahme. Als Durchmesser der Längsnerven habe ich beispielsweise in jungen Proglottiden, dort wo die Entwicklung der Geschlechtsorgane eben eingesetzt hat, folgende Zahlen ermittelt: für die Hauptlängsnerven 60:100 μ , für die Begleit- und Mediannerven 30:40 μ .

Wir sehen daraus, daß die Querschnittsform keine wesentliche Änderung erfahren hat, nur sind die Maschen sehr viel enger geworden. Bemerkenswert ist der Umstand, daß in diesem Abschnitt

alle entsprechenden Nerven beider Seiten sich hinsichtlich gegenseitiger Lage und Größe sowie Form genau gleich verhalten. Die Hauptlängsnerven vor allem liegen genau symmetrisch, etwas nach außen von den beiden begleitenden Längsgefäßen.

Auch die allgemeine Lage bleibt unverändert erhalten, erst weiter nach hinten rückt der Hauptlängsnerv der Genitalseite näher an seinen ventralen Begleitnerven heran. An den Abgangsstellen der Commissuren macht sich kaum noch eine Verbreiterung oder gar Verbiegung im Laufe der Längsstränge geltend, doch immer sind die drei Commissuren deutlich vorhanden.

Eine wesentliche Änderung tritt erst dann ein, wenn wir in die mittlere Höhe des Ringwulstes, also in den eigentlichen Halsabschnitt kommen. Die Hauptstränge messen nur noch 40:50 μ , die lateralen Begleitnerven nur 10:15 μ , während die Mediannerven ihre Dicke 30:40 μ unverändert beibehalten haben, in ihrer Form jedoch immer mehr bandförmig, d. h. auf dem Querschnitt in dorso-ventraler Richtung längselliptisch werden. SCHEIBEL (p. 10) konnte hier nur noch die Hauptstämme nachweisen. Nunmehr werden auch die Commissuralringe undeutlicher, bis sie, zuletzt der hintere Ring jeder Proglottis, gänzlich verschwinden. In der Mittelschicht erkennt man weiter nichts als ein weitmaschiges Netzwerk von starken Nebengefäßen des Excretionsgefäßsystems, während das jederseits einfach vorhandene Hauptlängsgefäß sehr eng ist, sich aber durch sein deutlich ausgebildetes Epithel und seine Ringmuskulatur von den Nebengefäßen unterscheidet. Am Rande sieht man noch einzelne helle Nervenfasern, welche von den Längsnerven in senkrechter Richtung abzweigen, die Vorläufer der Commissuren. Ganglienzellen finden sich in geringer Anzahl sowohl in Haupt- wie Nebenlängsnerven eingestreut.

Von den aus den Längsnerven entspringenden Nervenfasern, welche von TOWER als Marginal- und Genitalnerven besonders benannt sind, fehlt im ganzen Halsteil jede Spur. Ganz plötzlich, ohne eigentlichen Übergang kommen wir nun auf Querschnittsbildern nach vorn fortschreitend zu einer Stelle, wo sich alle Lageverhältnisse, vor allem die Anordnung der Muskulatur und der Excretionsgefäße wesentlich verändern. Dort findet sich außerdem ein sehr breiter Nervenring, wie wir ihn bei unserer bisherigen Betrachtung nirgends angetroffen haben, es ist die hintere (polygonale) Commissur des Scolex.

IV. Das Nervensystem im Scolex.

Der allgemeine Bau des Scolex.

Zum Verständnis der morphologischen Verhältnisse des Nervensystems im Scolex ist eine genaue Kenntnis seines inneren Aufbaues erforderlich. Eine solche fehlte bisher, denn SCHEIBEL (1895) beschränkte sich auf eine kurze Beschreibung des Nervensystems selber. Ich werde aus diesem Grunde meiner speziellen Schilderung der Scolexnerven eine Betrachtung der allgemeinen Anatomie des Scolex von *Anoplocephala magna* vorausschicken und dabei gelegentlich die besonderen Unterschiede gegenüber den beiden anderen Arten *A. perfoliata* und *A. mamillana* berücksichtigen müssen.

Angaben über Größe und Gestalt des Kopfes machen vor SCHEIBEL schon die älteren Autoren (O. F. MÜLLER, PALLAS, GOEZE, ABILDGAARD u. a. siehe Literaturverzeichnis bei SCHEIBEL (1895)). Darnach hat *A. magna* einen Scolex von annähernd pyramidenförmiger oder fast kubischer Gestalt und von einer recht ansehnlichen Größe. Man kann fast sagen, daß unter allen Bandwürmern diese Art den größten Scolex aufweist, weshalb gerade sie für speziellere Untersuchungen so geeignet erscheint. Die größten Exemplare messen ungefähr 4:5:4,5 mm (Länge zu Breite zu Dicke), während DEINER (1911) für *A. latissima* als entsprechende Scolexmaße 3,22:3,95:3,4 mm angibt.

Als ein sehr auffälliges Kennzeichen findet sich, außer einigen konzentrisch um die Lumina der Saugnäpfe und parallel zueinander um den hinteren Teil des Kopfes laufenden Falten, ein etwa 0,8 mm breiter, ringförmiger Wulst, welcher sich nach Art eines Kragens um den Halsteil und die vordersten Proglottiden herüberlegt, ganz ähnlich wie bei *A. perfoliata* an dieser Stelle 4 gleichgroße Lappen als Anhängsel anzutreffen sind.

Die 8 μ starke Cuticula gleicht abgesehen von einer feinen Rillenzeichnung ihrer Oberfläche derjenigen des übrigen Körpers. Schon am Parenchym lassen sich einige Besonderheiten ermitteln, einmal, daß dieses entsprechend der Größe des Tieres erheblich vermehrt ist, und zweitens, daß es sich an verschiedenen Stellen des Scolex zu einheitlichen Massen konzentriert hat. Es entstehen dabei Gebilde, welche ausschließlich aus dichtem Grundgewebe aufgebaut sind und weder Muskeln noch Gefäße noch Nerven im Innern erkennen lassen, nur ihr Zellenreichtum ist charakteristisch. Sie ent-

halten eine große Anzahl in gleichen Abständen gelagerter kleiner Rundzellen von $6\ \mu$ Größe, welche bei genauer Betrachtung in der Mitte napfförmig ausgehöhlt erscheinen, und denen seitlich ein kleiner Kern ($2\ \mu$ groß) ansitzt. Diese Zellen finden sich nur im Scolex und haben nichts mit Kalkkörpern zu tun. Ihr Plasma hält bei BLOCHMANN-Färbung den Eosinfarbstoff fest, während die Zwischen-substanz blau gefärbt wird. Außer diesen merkwürdigen Zellen liegen im Grundgewebe eingestreut dunkle Zellen mit sternförmigen Protoplasmafortsätzen und zentralem Kern, wohl die gewöhnlichen Parenchymzellen.

Ganz besonders auffallend ist ein solcher Parenchymknopf, welcher als halbkugliges Gebilde von 350 bis $500\ \mu$ Durchmesser in den Raum zwischen Scheitelmuskulatur und zentralem Muskelzapfen eingeschoben ist (Fig. 2, 3, L p. k). Ich vermute in ihm einen Rest des Rostellums, und zwar des vorderen Teiles, welcher als ein vorn konkaves, hinten konvexes „elastisches Kissen“ bei den Hakentänien den Hakenkranz trägt und dem eigentlichen muskulösen Teil des Rostellums aufliegt, gegen diesen durch eine homogene Membran abgegrenzt. Auch hier haben wir im hinteren Teil des entsprechenden Gebildes eine durch Eosin stärker rotgefärbte, membranartige Verdichtung des Gewebes. Die Rundzellen würden dann denjenigen Zellen entsprechen, welche LÜHE (1894) als Ganglienzellen, BARTELS (1902) als Myoblasten der Radiärlamellen bei *Cysticercus fasciolaris* bzw. *Taenia crassicolis* deuteten, nur fehlen hier die Muskellamellen. Das Verhalten des Nervensystems, ich meine die besondere Ausbildung eines Rostellar- und Apicalringes, wird meine Ansicht noch mehr stützen.

Nach den Seiten zu steht der Parenchymzapfen mit ähnlich gebauten und direkt vor sowie zwischen den Saugnäpfen belegenen Parenchyminseln in Zusammenhang (Fig. L u. Q k. p). Auch im Umkreise der Hauptnervencommissur finden sich derartige, ca $50\ \mu$ breite Bildungen, die schon verschiedentlich mit Nervengewebe verwechselt wurden, von ZSCHOKKE (1888) bei *A. manillana*, von DEINER (1911) bei *A. latissima* n. nov. des Rhinoceros. Diese unterscheidet im Scolex sogar zwei Arten von Nervengewebe, eines mit Maschen, das andere ohne Maschen; letzteres als „Neuropil“ bezeichnet. Ferner ist von DEINER auf das Vorkommen von großen, blasenförmigen Zellen am Scheitel hingewiesen, die wie Sekretkörnchen aussehen, ohne daß eine Mündung nach außen festgestellt werden konnte. Drüsen kommen darum nicht in Frage, ich vermute, es handelt sich

um die großen Ganglienzellen der Scheitelnerven, von denen noch die Rede sein wird (Fig. 1 *g. z*).

Die Excretionsgefäße bilden dicht unter der Scheitelmuskulatur in einer mit dieser parallel liegenden Ebene eine einfache kranzförmige Anastomose (Fig. P u. 1 *a e*), aus welcher die 4 Hauptlängsgefäße, 2 dorsale und 2 ventrale, in symmetrischer Anordnung und gleichbleibender Dicke ($180\ \mu$ Durchmesser) zwischen den Saugnäpfen nach hinten laufen. Jedes Längsgefäß sendet einen weitmaschigen Plexus im Bogen um den ihm benachbarten Saugnapf, welcher hinter der Nervencommissur zu ihm zurückkehrt (Fig. G *e. w*). Auf einer kurzen Strecke werden die dorsalen Gefäße so zwischen die ventralen eingeschoben, daß alle 4 Querschnitte auf einer transversalen Querachse liegen, dann kehren sie in ihre alte Lage zurück und durchbrechen, zu einem regelmäßigen Viereck angeordnet, die Hauptnervencommissur, deren Fasern sich sehr eng um sie herumlegen. Vor und hinter derselben findet eine beiderseitige Vereinigung der dorsalen und ventralen Gefäße untereinander statt, auch in den Halswulst werden bogenförmige, gegabelte Schleifen abgegeben, welche zu ihrem Ursprungsgefäß zurückkehren. Danach biegen alle Gefäße eine kurze Strecke weit ebenso wie die lateralen Längsnerven unter einem Winkel von 90° nach außen, um später wiederum die frühere Richtung und Lage einzunehmen. Mit dem Übergang in den Halsteil verengern die dorsalen Gefäße ihr Lumen erheblich (auf $80\ \mu$ etwa), bis sie später gegenüber dem ventralen Gefäßpaar ganz zurücktreten.

An der bei *Anoplocephala magna* sehr bedeutend entwickelten Muskulatur des Scolex lassen sich 3 Hauptgruppen unterscheiden: die Hautmuskeln, die eigentliche Muskulatur der Saugnäpfe und schließlich die im ganzen Scolex verteilte, hauptsächlich zur Bewegung der Saugorgane dienende übrige Muskulatur (vgl. Fig. 2, 3, 4).

Schon KAHANE (1880) war die stark entwickelte subcuticulare Ringmuskellage bei *A. perfoliata* aufgefallen. Diese hat hier keine so erhebliche Stärke, dagegen haben sich von der zugehörigen Längsmuskulatur starke Faserzüge abgespalten und sind weiter einwärts von der Schicht der Subcuticulazellen gerückt, wo sie als dichte Platte (ca. $70\ \mu$) unter dem Scheitel herziehend von einer Seite zur anderen gelangen und sich schließlich größtenteils hinter dem Ringwulst an der Cuticula des Halses festsetzen, zum kleineren Teil als subcuticulare Längsfasern in der Strobila weiterlaufen.

Dadurch, daß sich am Scheitel von dorsoventralen bzw. transversalen Muskeln abzuleitende Fasern ihnen beimischen und sich mit ihnen parkettartig verflechten, kommt es zur Ausbildung einer bis $150\ \mu$ starken Scheitelplatte (Fig. 2 s. m). Die Kontraktion dieser Muskeln wird eine Einziehung des Scheitels bewirken, und es wird die von SCHEIBEL erwähnte „kreuzförmige Delle“ deutlich werden, zugleich aber werden unter Mitbeteiligung anderer Muskeln die Saugnäpfe nach vorn bzw. außen gedreht werden. Die Bezeichnung „subcuticulare“ Muskeln trifft also nicht mehr zu für diese, ebenso wenig wie für die kräftige Ringmuskellage, welche direkt zwischen ihnen und der Subcuticularschicht liegt und deren Fasern sich in den sagittalen Mittellinien der Seitenflächen kreuzen und dann weiter einwärts ziehen.

Die Saugnäpfe haben eine so stattliche Größe, daß sie in einer gewissen Höhe des Scolex ganz nahe aneinander stoßen und alle übrigen Organe in ihren zentralen Zwischenraum drängen. Messungen ergaben im Mittel einen Gesamtdurchmesser und eine Tiefe von 1,8 mm, während auf die Muskelwand 0,7 mm kamen. An der Scheitelfläche betrug der Abstand zweier benachbarter Saugnäpfe voneinander gleichfalls 1,8 mm. Die konkave Innenfläche ist von der Fortsetzung der Cuticula des Scolex überzogen (Fig. R cu), während die konvexe Außenfläche mit einer glänzenden strukturlosen Hüllmembran (h. m) von $2\ \mu$ Stärke gegen das Innere abschließt. Dazwischen liegt die von dunklen, kleinen Kernen, spärlichem Parenchym sowie Nervenfasern und Ganglienzellen durchsetzte Muskulatur, welche in 3 Richtungen verläuft. Am stärksten sind die Radiärfasern ausgebildet, dann folgen die Ringfasern, welche sich am Eingang in den Saugnapf zu einem Sphincter acetabuli (s. a) zusammenlegen und endlich ist ein senkrecht zu diesen Fasern verlaufendes, schwaches System von Meridionalfasern (m. f) vorhanden. KAHANE beschrieb „runde Muskelquerschnitte“ im Zwischenraum, den die Radiärfasern zwischen sich frei lassen und zwar nach dem Lumen zu gelegen, nach außen von diesen sollen die Subcuticulazellen liegen (vgl. tab. 8, fig. 4 c. s). Ich fand die letzteren etwa $16\ \mu$ von der Oberfläche der Cuticula entfernt als eine einfache Reihe großkerniger Zellen von spindelförmiger Gestalt; nach einwärts zu liegen ähnliche, in Reihen oder kleinen Gruppen angeordnete Zellen, wohl Parenchymzellen. Es könnten auch Myoblasten der Saugnapfmuskulatur sein, wie PINTNER annahm. Diese Zellen haben eine Größe von $5-6\ \mu$, ihr Kern mißt $2\ \mu$, d. h., sie sind so groß wie die Myo-

blasten im übrigen Körper. Nicht zu verwechseln mit ihnen sind die bedeutend größeren Ganglienzellen, von denen noch die Rede sein wird. Bemerken will ich noch, daß BRAUN (p. 1315), an ZSCHOKKE'S Befund von Subcuticulazellen in den Saugnäpfen von *A. mamillana* anknüpfend, dieses Vorkommen als eine Eigentümlichkeit der Gruppe „*perfoliata*“, d. h. also der Gattung *Anoplocephala* hinstellt.

Die ganze übrige Scolexmuskulatur ist in den Dienst der Bewegung der Saugorgane gestellt. Vor allem sind die an den peripheren Flächen derselben angreifenden Längsmuskeln sehr kräftig ausgebildet ($70\ \mu$ Durchmesser), ihre Funktion ergibt sich aus der Bezeichnung als Retractores acetabulorum. Es sind im ganzen 8 gleich starke Bündelgruppen, 4 mediale und 4 laterale, welche auf Flächenschnitten paarweise beieinander liegen und sich z. T. mit ihren Fasern durchkreuzen. Ihre langen Bündel setzen sich vom Halse aus zum größten Teile ohne Unterbrechung bis in die Längsmuskulatur der Strobila fort. Einzelne Fasern, welche den Retractores rostellii homolog sein könnten (LÜHE, 1894), inserieren an den seitlichen Teilen des Scheitels (Fig. 12).

LÜHE bezeichnete eine Anzahl, auf Querschnitten diagonal und orthogonal verlaufender Fasern, welche von Transversal- bzw. Dorsoventralmuskeln ableitbar sind, als „gekreuzte Fasern“. Sie sind teilweise ebenfalls Bewegungsmuskeln der Saugnäpfe und führen bei einseitiger Kontraktion Drehungen derselben herbei (Rotatores acetabulorum). Erfolgt eine allgemeine Kontraktion, so werden durch sie die Saugnäpfe nach vorn getrieben. Ihre Insertion erfolgt einerseits an der Peripherie der Saugnäpfe, andererseits am Scheitel. Es kommen aber auch Fasern vor, welche wie bei *A. perfoliata* peripher zwischen die Saugnäpfe bis zur subcuticularen Ringfaserlage ausstrahlen. Orthogonale Kreuze, welche bei jener Art vorkommen, fehlen gänzlich.

Das eigenartigste Gebilde der *Anoplocephala*-Arten, welches nach DEINER (1911) bei *A. latissima* fehlen soll, ist der sogenannte axiale Muskelzapfen, den KAHANE (1880) und ZSCHOKKE (1888) sogar doppelt sahen. Er ist im zentralen Zwischenraum zwischen den vier Saugnäpfen gelegen und hat sich, wie LÜHE nachwies, aus Dorsoventral- und Transversalfasern herausdifferenziert, ist demnach dem „muskulösen Polster“ (NITSCHKE, 1873) hakentragender Tänien homolog, und nicht etwa, wie KAHANE annahm, dem Ösophagus der Trematoden. ZSCHOKKE zeigte in einem besonderen Abschnitt über den „Appareil

digestif rudimentaire“ (p. 156 f.) die stufenweise Rückbildung des Rostellums an dem verschiedenen anatomischen Verhalten der einzelnen von ihm untersuchten Arten.

Bei *Anoplocephala magna* hat der Muskelzapfen die Gestalt eines 0,9—1 mm hohen und ebenso breiten, abgestutzten Kegels, so daß die vordere Grundfläche ein wenig kleiner als die hintere ist. Auf medianen Flächenschnitten (Fig. 2, 3 m. z.) erscheint sein Umriß trapezförmig, nicht dreieckig wie bei *A. perfoliata*, und man sieht, wie er sich hinten nur wenig gegen die vorgewölbte Nervencommissur neigt, ohne aber eigentlich in diese hineingelagert zu sein, wie es bei *A. perfoliata* der Fall ist. Der Abschluß nach den Seiten erfolgt durch Nerven, doch bleibt immerhin jederseits eine bis zu 50 μ breite Parenchymzone bis zu den Saugnäpfen übrig. Wo jene fehlen, sieht man keine scharfe Grenze mehr, die Fasern des Zapfens gehen dort als gleichmäßig starke, ziemlich lange Bündel nach der Peripherie auseinander, während sie im Zapfen selber gewissermaßen zusammengehalten werden. Immer lassen sich drei an Größe ziemlich gleiche Faserportionen unterscheiden: die hintere legt sich von hinten her nach Art eines Gurtes um die Saugnäpfe herum und bildet diagonale Kreuze in der Querschnittsebene des Scolex, während die mittlere Portion rein transversal verläuft und erst weiter vorn zu den seitlichen Teilen des Scheitels geht. Offenbar erhöhen diese Muskeln noch die Wirkung der Scheitelplatte, d. h. ziehen diese mehr nach hinten und falten sie. Die vorderen Teile des Muskelzapfens divergieren teilweise nach vorn, indem sie den oben genannten Parenchymknopf umhüllen. Einige Fasern gehen jedoch divergent nach hinten und umgreifen unter vorheriger Kreuzung der mittleren Portion die Saugnäpfe von vorn her.

Schließlich findet man mehr schräg geschnittene Fasern in halbmondförmiger Anordnung an der medianen Fläche der Saugnäpfe, welche auch bald in der Mitte auftreten. Es sind im ganzen acht Bündel, welche paarweise von rechts und links her je einen Saugnapf umkreisen, wie es auch LÜHE für *A. perfoliata* beschrieben hat. Dies sind keine neu auftretenden Muskeln, sondern die Enden der hier scharf umbiegenden Retractoren.

Als „hinteren Muskelzapfen“ mögen KAHANE und ZSCHOKKE Anhäufungen von beträchtlichen Muskelschichten aufgefaßt haben, welche unmittelbar hinter der Hauptnervencommissur beginnen und überall von den Seiten her von den nach hinten gehenden Längsnervenstämmen eingeschlossen werden. Sie bestehen aus Dorso-

ventral- und Transversalfasern und reichen, in schichtartiger Folge und gleichen Abständen angeordnet, bis in die Halsregion hinein.

Die Nerven des Scolex.

Das Nervensystem des Scolex, noch von älteren Autoren als Gehirn oder zentrales Nervensystem bezeichnet, setzt sich bei den Cestoden aus einer ganzen Reihe von verschiedenen Ganglienzell- und Nervenfaserguppen zusammen, welche zum Teil von den Nerven der Proglottiden ableitbar bzw. als deren polare Fortsetzungen aufzufassen sind, zum anderen Teil sich durch den besonderen Bau dieses Körperabschnittes ergeben.

Wir haben es demnach tatsächlich mit zwei ganz verschiedenen Aufgaben des Nervensystems an dieser Stelle des Körpers zu tun: einmal um eine Überleitungszentrale nervöser Reize zwischen den zehn Längssträngen des ganzen Körpers, dann aber auch um ein für den Scolex selber zentrales Organ, in welches die vielen Nerven dieser Region zusammenlaufen und sich teils direkt, teils indirekt miteinander verbinden.

Die Bändwürmer des Pferdes (Gattung *Anoplocephala*) zeigen gegenüber den von NIEMIEC (1886), COHN (1899) u. A. bei verschiedenen Tänenarten ausführlicher geschilderten Verhältnissen einige wesentliche Eigentümlichkeiten im Bau der Kopfnerven, welche in der Hauptsache den soeben geschilderten Besonderheiten in der übrigen Anatomie des Scolex entsprechen.

Nach COHN ist vor allem dabei entscheidend das Fehlen des Hakenkranzes am Scheitel, dann auch die entsprechend kräftigere Ausbildung der Saugnapfmuskeln und das Vorhandensein eines axialen Muskelzapfens, dessen Bestandteile hauptsächlich als Bewegungsorgane der Saugnäpfe aufzufassen sind. Dazu kommt nun speziell bei *A. magna* als Besonderheit noch die Größe des ganzen Tieres — mißt doch nach SCHEIBEL (1895) ein solcher Bandwurm nicht selten fast 1 m in der Länge, 3 cm an seiner breitesten Stelle — und die entsprechende Ausdehnung seiner Kopfteile, insbesondere der Saugnäpfe und des Ringwulstes, woraus sich dann die Abweichungen im Bau des Nervensystems gegenüber den näher verwandten Arten *A. perfoliata* und *A. mamillana* ziemlich leicht erklären lassen.

Der besseren Übersicht halber möge der speziellen Beschreibung eine kurze Einteilung des zentralen Nervensystems im Scolex in mehrere Abschnitte voraufgehen.

1. Am Übergang zwischen Collum und Scolex befindet sich ein vollständiger Nervenring, welcher einer „unteren Commissur“ (NEMIEC, 1886) entspricht.

2. Die bedeutendste Nervencommissur ist die „obere polygonale Commissur“, auch Hauptcommissur oder Gehirn genannt, welche unmittelbar hinter dem axialen Muskelzapfen liegt.

3. Nach dem Scheitel gehen von hier aus nach vorn zu die Apicalstämme, welche sich in Apicaläste und darauf in Apicalzweige teilen. Man kann dabei laterale und mediane unterscheiden, letztere zerfallen wieder in dorsale und ventrale.

4. Direkt vor dem Muskelzapfen liegt ein ausgesprochener Rostellarring mit vier Ganglienpaaren.

5. Vor diesem, dicht unter der Scheitelplatte kommt noch ein zweiter Ring, ein Apicalring, zustande.

6. Saugnapfnerven sind in mehreren Querschnittshöhen vorhanden und entspringen zum Teil aus den Apicalästen, zum Teil aus den Commissuren selber. Sie bilden zwischen der Muskulatur jedes Saugnapfes ein besonderes Zweigsystem.

7. Weitere spezielle periphere Nervengruppen sind: die Scheitelnerven, die Nerven des Muskelzapfens, der Retractores acetabulorum, des Ringwulstes u. a.

Der hintere Nervenring. Von dem ziemlich breiten Halswulst an, welcher sich als ein für *A. magna* sehr charakteristisches Merkmal vom hinteren Scolexende über die ersten Glieder herüberschiebt, beginnt der eigentliche Scolex.

Auf Querschnitten sieht man an diesem Punkte plötzlich eine ganz andere Gruppierung der Gewebe, insbesondere der Muskulatur eintreten, während vorher noch im Collum, wenn auch mit entsprechender Reduktion die Anordnung derjenigen in der Strobila entsprach.

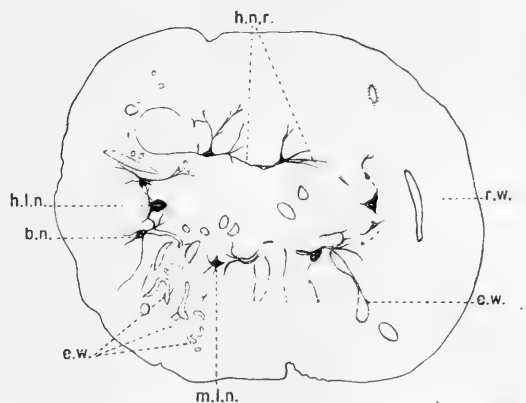


Fig. G. Querschnitt durch den hinteren Nervenring des Scolex.

Entsprechend den Verhältnissen der Muskulatur ändert sich auch die Anordnung der Nerven. Sehr auffallend ist ein, bis zu $50\ \mu$ breiter, etwa $25\ \mu$ dicker, den Commissurenringen der Glieder homologer Nervenring, welcher sich somit noch in einiger Entfernung hinter den Saugnäpfen vorfindet (Fig. G, H *h. n. r.*). Manchmal liegen nach hinten zu noch einige, etwa 6–8 bedeutend schmalere und dünnere, parallele Wiederholungen von gleicher Anordnung wie dieser Nervenring, den schon NIEMIEC für *Taenia coenurus* und *Taenia serrata* als „untere polygonale Commissur“ beschrieben hat. Auch SCHEIBEL (p. 29) hat an einem Exemplar unserer Art Bruchstücke eines solchen Ringes zwischen den einzelnen Nervenstämmen wahrgenommen. Diese Nervencommissur besteht aus einem sehr lockeren Faserwerk, welches sich teilweise sogar in die hier gleichfalls nur locker angeordneten zahlreichen Längs- und Transversalmuskelbündel divergent verteilt. Man sieht die Abzweigungen in der Querebene eine ziemliche Strecke weit verlaufen, sich in einzelne

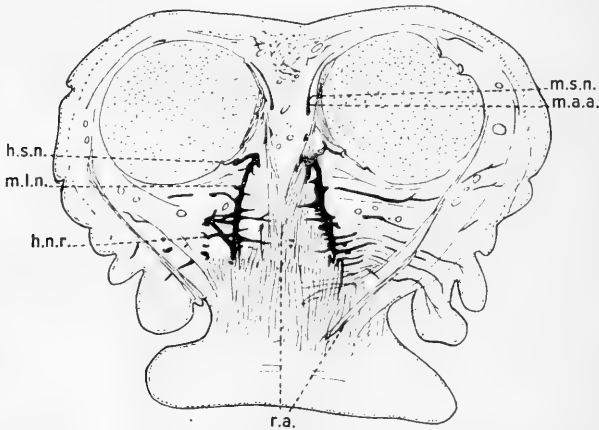


Fig. H. Seitlicher Flächenschnitt durch die Mediannerven.

Fasern ästig verteilen und mit großen Ganglienzellen sowie mit der Ringmuskulatur der Cuticula in Verbindung treten. Ferner gibt die Commissur ihre Zweige an die als Retractores acetabulorum funktionierenden Längsmuskeln in den hinteren Abschnitt des Scolex ab. Die zehn Längsnervenstämmen der Glieder lassen sich stets mühelos aus dem Nervenring herauskennen, welcher sie untereinander verbindet, zumal sie ihren maschenartigen Querschnitt behalten haben.

Während nunmehr die lateralen Begleitnerven sehr dünn ge-

worden sind, höchstens $10\ \mu$ im Durchmesser betragen, haben die lateralen Hauptnerven ebenso wie die dorsalen und ventralen Mediannerven noch $100:120\ \mu$ als Durchmesser, ja nach vorn zu nehmen beide Nervenarten noch erheblich an Dicke zu und zeichnen sich dann noch durch erneutes Auftreten zahlreicher Ganglienzellen aus. Wirkliche Ganglien sind jedoch an der Basis der Saugnäpfe nicht vorhanden, wie es E. BLANCHARD (1847) seinerzeit annahm.

In der Höhe, wo die Saugnäpfe auftreten, rücken die Längsnervenstämme immer näher nach einwärts, in gleicher Weise wie die Hauptexcretionsgefäße fast unter rechtem Winkel zur Längsachse des Körpers einbiegen, um sich weiter vorn in der Hauptcommissur zu vereinigen. Zunächst sind aber die Mediannerven schwächer geworden, sie haben zwar noch ovalen Querschnitt und maschiges Gefüge, sind aber jetzt ganz nahe an die medianen Winkel der Saugnäpfe gerückt, während die beiden lateralen Hauptnerven in der transversalen Achse des hinteren Scolex als länglich-ovale, $150:70\ \mu$ starke, in der Richtung dieser Achse gestreifte, netzartige Gebilde auftreten. Diese Streifung ist ein Zeichen dafür, daß der Querschnitt den Nerven nicht mehr quer, sondern in halb-schräger Richtung getroffen hat, entsprechend schräg rücken demnach die Nerven von links bzw. rechts her gegen den zentralen Teil vor. Während die ganz feinen Begleitnerven zunächst noch sichtbar sind, und zwar liegen sie nach COHN nur infolge Raum-mangels, hervorgerufen durch die Ausdehnung der Saugorgane, lateral nach außen von den Hauptnerven, verschmelzen sie schließlich unter leichter Winkelbildung mit ihnen. Damit haben dann die Hauptnerven etwas an Stärke zugenommen, auch die Median-nerven erscheinen nun ein wenig dicker. Man erkennt jetzt am Grunde der Saugnäpfe, daß jeder Mediannerv zwei ziemlich starke und lange Faserstränge um den ihm am nächsten benachbarten Saugnapf entsendet, welche, jeder von einer Seite her, die Basis des Saugnapfes umgreifen und sich dann weiter verästeln, um schließlich weiter nach außen zu in das Innere des Saugnapfes zu treten. Es sind dies die „hinteren Saugnapfnerven“ (Fig. H, h. s. n).

Die polygonale Hauptcommissur. Infolge der bedeutenden Größe der 4 Saugnäpfe bei *Anoplocephala magna* wird der zwischen ihnen befindliche Raum des Scolex immer beschränkter, die weitere Folge ist, daß die Längsnerven sich mehr und mehr aneinanderdrängen und einem zentralen Mittelpunkt zustreben müssen. Schließlich wird von ihnen auch der letzte Rest der im

hinteren Teil des Scolex dichter gelagerten Transversalmuskulatur verdrängt. Es bleibt nur noch Raum für Nerven und Gefäße, welche sich bis auf die 4 gleichstarken, in Form eines regelmäßigen Vierecks, auf dem Querschnitte gesehen, angeordneten Hauptexcretionsgefäße rückgebildet haben. Damit kommt es nun zur Ausbildung der Nervenhauptcommissur, des Gehirns.

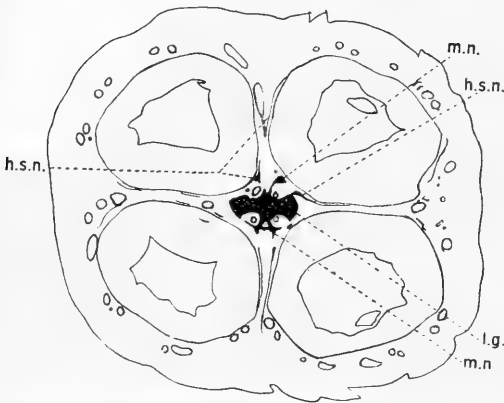


Fig. J. Querschnitt durch die Hauptcommissur.

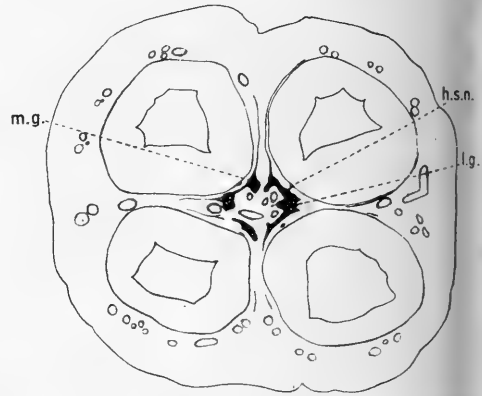


Fig. K. Querschnitt durch die Hauptcommissur, etwas höher als Fig. J.

SCHEIBEL vergleicht die Form mit einer rechteckigen Platte, welche an den Seiten eingebuchtet ist. Für *A. magna* habe ich folgende Durchschnittsmaße festgestellt:

Breite oder Transversaldurchmesser	0,6 mm,
größte Tiefe oder Dorsoventraldurchmesser	0,15 mm (an den Seiten),
geringste Tiefe oder Dorsoventral-	
durchmesser	70 μ (in der Mitte),
Länge oder Durchmesser von vorn nach	
hinten (auf der Hauptachse gemessen)	0,15 mm.

Die zentrale Quercommissur beginnt ungefähr in der Mitte des Scolex und reicht bis zum Anfang des hinteren Drittels nach hinten in den von den Saugnäpfen umschlossenen Raum hinein, den sie zum größten Teil einnimmt (Fig. J, K, L, 2, 3, 4 h. c). Den 4 Längsgefäßen legt sie sich dabei sehr dicht an und wird ihrerseits wieder nach den Seiten zu von einem kompakten Parenchymmantel umgeben. während sich an ihrer Hinterfläche dorsoventrale und transversale Muskelbündel anlehnen. Ihre Vorderfläche ist flach konkav gewölbt und berührt die hintere Fläche des axialen Muskelzapfens in ihrer

ganzen Ausdehnung, ohne daß aber letzterer wie bei *A. perfoliata* in die Nervenmasse eingeschlossen wäre. Die beiden Seitenteile der Hauptcommissur erscheinen allseitig beträchtlich verdickt, also ganglienartig angeschwollen (Fig. K l. g) und stehen gewissermaßen durch eine breite (80μ) Verbindungscommissur miteinander in Zusammenhang. Dies ist also die eigentliche Hauptcommissur, d. h. die Verbindungsbrücke der beiderseitigen Hauptlängsnervenstämmen. In ihr sind nun zahlreiche große, besonders auffällige Ganglienzellen von 20μ Durchmesser mit einem über 5μ großen Kern enthalten, wie sie zum Teil auch im Zentrum der lateralen und medianen Nervenverdickungen auf den gleichen Schnitten sichtbar werden. Eine so deutliche Markierung von 2 besonderen Hälften der Quercommissur, einer dorsalen und einer ventralen, durch eine in transversaler Richtung mitten hindurchlaufende Zellreihe, wie sie COHN für *A. perfoliata* beschrieben hat, ist hier nicht vorhanden, wie Sagittalschnitte durch den mittleren Teil der Quercommissur bestätigen (Fig. 4).

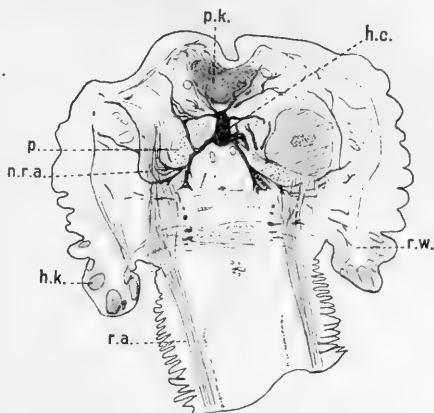


Fig. I.

Sagittalschnitt durch die Hauptcommissur.

Auch die medianliegenden dorsalen und ventralen Längsnerven haben in dieser Gegend beträchtliche Anschwellungen aufzuweisen, denn auch sie beteiligen sich an der Bildung der Commissur (Fig. K und M m. g). Sie legen sich in der gleichen Ebene wie die Hauptstränge paarweise aneinander und bilden dabei zwei 160μ lange, etwa 80μ breite Hörner welche unter rechtem Winkel von der dorsalen bzw. ventralen Seite her auf die Hauptcommissur stoßen und mit dieser die „Kreuzcommissur“ oder „Dorsoventralcommissur“ bilden. Jedoch ist das nicht so zu verstehen, daß jeder Mediannerv, wie COHN annimmt, gesondert einmündet und dann zur Gegenseite zieht, sondern es findet ein wechselseitiger Austausch der Fasern statt, derart, daß von der Quercommissur Nervenzüge zu den medianen Nerven kommen, daß ferner eine Durchkreuzung der linken und rechten Mediannerven statt hat. Gerade bei *A. magna* läßt sich dieser Faseraustausch gut

beobachten (Fig. M). Meine Präparate zeigten, daß wir es immer mit ziemlich gleich starken Faserbündeln ($10\ \mu$ etwa) zu tun haben, die alle Möglichkeiten der Verbindung und Spaltung auch wirklich bewerkstelligen. Daraus nun ergibt sich wohl eine gewisse Berechtigung dafür, dieses Commissurensystem als Gehirn zu bezeichnen.

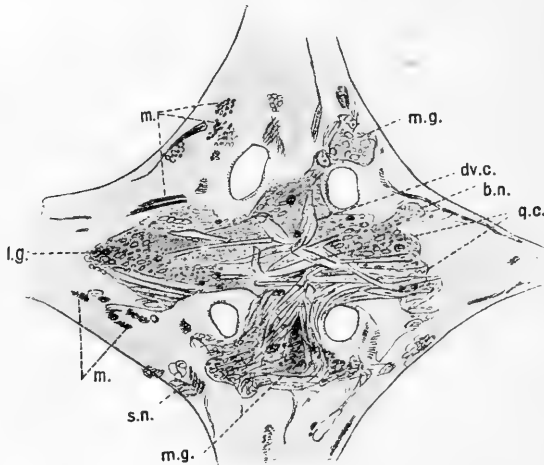


Fig. M. Querschnitt durch die Hauptcommissur. Stärker vergrößert.

Nach TOWER (1900) lassen sich folgende 4 Bündelarten darin unterscheiden: 1. solche, die von links hinten durch die Quercommissur nach rechts hinten ziehen; 2. solche, die von links vorn durch die Quercommissur nach rechts hinten ziehen; 3. solche, die direkt von vorn nach hinten auf jeder Seite laufen; 4. solche, die nur von links nach rechts gehen. Letzteres wären dann „echte Commissurenfasern“, alle übrigen fortlaufende Nervenfasern.

Zu den genannten 4 Arten kämen nun noch die zahlreichen Möglichkeiten, welche durch die Mitbeteiligung der Mediannerven an der Bildung der Commissur und durch ihren doppelten Weg zur Gegenseite, nämlich von innen oder außen um die Excretionsgefäße, gegeben sind. Letzterer Umstand, daß die 4 Gefäßstämme von beiden Seiten her, medial wie lateral, von $35\text{--}40\ \mu$ starken Faserbündeln umschlungen werden, gibt dem Querschnittsbild die Form einer polygonalen Figur. Dies hat zu dem Namen „polygonale Commissur“ geführt. NIEMIEC (1886) hat sie „obere polygonale Commissur“ genannt zum Unterschied von der hinteren Commissur, welche er zu-

erst bei *Taenia coenurus* und *Taenia serrata*, aber nicht bei *Taenia saginata* antraf; COHN fand bei *A. perfoliata* nur die vordere.

Die polygonale Commissur verschwindet in dem Augenblick aus unserem Querschnitt, wo der axiale Muskelzapfen den zentralen Teil des Scolex einnimmt, was, einmal begonnen, ziemlich rasch geschieht. Wir sehen jetzt ein muskulöses Faserkreuz, welches überall im Innern feine Nervenfasern zwischen seine Bündel treten läßt.

Die Apicalnerven. Die beiden Lateralganglien, welche etwa $150:100\ \mu$ stark sind, liegen noch ziemlich nahe beieinander, nach außen von den Excretionsgefäßen und den 4 ebenfalls durch gangliöse Anschwellungen auf $70:50\ \mu$ vergrößerten vorderen Verlängerungen der Mediannerven.

Nur eine kurze Strecke verhält es sich so, dann drängt der an Masse zunehmende Muskelzapfen seine ganze Nachbarschaft zur Seite und beansprucht für sich den größten Teil des zwischen den Saugnäpfen eingeschlossenen Raumes. Während nun die vorderen Mediannerven mehr der Peripherie der Saugnäpfe zugekehrt zu liegen kommen, beginnen sich die Fortsetzungen der Lateralnerven in 2 gleiche Teile zu spalten, indem aus den

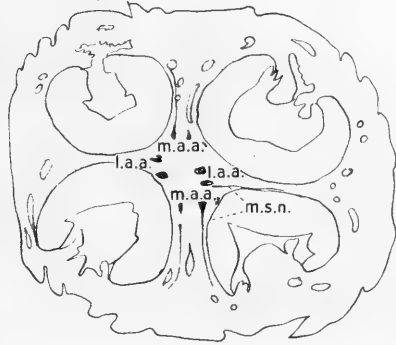


Fig. N. Querschnitt durch die Apicaläste in halber Höhe des Muskelzapfens.

beiden kurzen und kräftigen Apicalstämmen jederseits 2 Apicaläste entstehen, welche an Stärke etwa den vorderen Mediannerven entsprechen. Zugleich aber senden diese lateralen Apicaläste an jeden Saugnapf je 2 Nervenzweige, welche ganz im Anfang noch gemeinsam bis zur Basis des Saugnafes, sich darauf von 2 Seiten her um diesen herumlegen. Wir haben demnach im ganzen 8 „mittlere Saugnafnerven“ (*m.s.n.*) in dieser Querschnittshöhe. Wie bei *A. perfoliata* werden sie von den Apicalnerven ungefähr in mittlerer Höhe des Muskelzapfens neben diesem lateralwärts geschickt und entsprechen so den Nervi acetabulares (LÜHE, 1894). Außer den 4 lateralen Apicalästen laufen die 4 medianen, 2 dorsale und 2 ventrale, Nerven in gleicher Richtung scheidelwärts, alle 8 Nerven zusammen stellen demnach die Nervi apicales in LÜHE's Sinne dar. Auf Querschnitten (Fig. N), welche man durch den vorderen Teil des Muskelzapfens legt, liegen

diese Nerven zu je 4 in 2 dorsoventralen Reihen fast genau hintereinander, peripher die medianen (*m. a. a.*), innen die lateralen (*l. a. a.*) Äste. Derart ist die Lage eine ganze Strecke weit scheitelwärts, ohne daß sich die gegenseitigen Abstände der Nerven voneinander wesentlich änderten, auch die Maße gleichen sich immer mehr aus, was wohl zum Teil aus der Abgabe zahlreicher Ästchen aus den lateralen Zweigen zum benachbarten Muskelgewebe des Scheitels und des Muskelzapfens erklärlich erscheint. Das Gefüge der Nerven ist überall gleichmäßig, nicht wie in den Proglottiden mit großen Maschenräumen erfüllt, sondern mehr kompakt, die Form im Querschnitt manchmal mehr rund, andere Male oval. Beispiele für Messungen sind:

50:60 μ für laterale Apicaläste,

35:70 μ für mediane Apicaläste.

Der Rostellarring. Sobald der Muskelzapfen im Querschnitt aufhört und der mit festem Parenchym erfüllte Raum, der dem elastischen Teil eines Rostellums entspricht, an seine Stelle tritt, kommt es zu einer Vereinigung der Apicaläste. Dies geschieht durch einen sehr deutlich ausgebildeten Nervenring, welcher unmittelbar vor dem Muskelzapfen gelegen ist und demnach einem Rostellarring entspricht, wie ihn NIEMIEC (1886) für verschiedene Tänien beschrieben hat. Die einzelnen Apicaläste nähern sich nicht etwa bogenförmig einander, sondern schicken unter Beibehaltung ihres Verlaufes etwa in halber Höhe der Saugnäpfe fast unter rechtem Winkel bis zu 50 μ starke Faserbündel zu ihren nächsten Nachbarn, mit denen sie sich auf diese Weise verbinden (Fig. 3 r. r). Da alle Verbindungen auf gleicher Höhe stattfinden, entsteht eine Ring-, genauer gesagt Polygonfigur. An dieser selben Stelle hat SCHEIBEL (p. 21) bereits einen Nervenring vermutet, auch ZSCHOKKE (1888) fand ihn bei *A. mamillana*, während COHN (1899), da er ihn bei *A. perfoliata* nicht angetroffen hat, sein Vorkommen bei Anoplocephalinen überhaupt leugnet. Ein wenig vor dem Rostellarring nähern sich je ein benachbarter lateraler und medianer Apicalast, und es kommt zugleich zur Bildung von deutlichen ganglionären Anschwellungen an ihnen, ein Verhalten, welches NIEMIEC's und TOWER's Beschreibungen bei *Taenia coenurus* und *Moniezia expansa* ganz und gar entspricht, in letzterem Falle allerdings sind die Ganglienpaare völlig verschmolzen, also nur 4 einheitliche Ganglien da. Bei *Anoplocephala magna* hingegen sind es deutlich 4 Scheitganglienpaare, deren Quermesser etwa 50 μ ausmacht, und die un-

mittelbar vor je einem Saugnapf liegen (Fig. O *v. g.*). Ferner ist an dieser Stelle die Abzweigung der „vorderen Saugnapfnerven“ (*v. s. n.*) an zutreffen. Jedes Ganglion entsendet aus seinem lateralen Teil in der Querschnittsebene einen $15\ \mu$ starken Nerven nach außen um den Saugnapf, welcher sich noch ziemlich weit im Umkreise desselben verfolgen läßt, wo er vermutlich seine Fasern in die hier ansetzenden Muskelbündel verteilt.

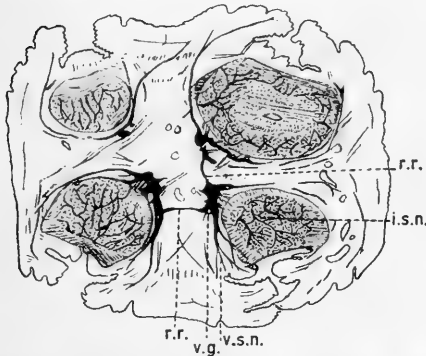


Fig. O. Querschnitt durch einen Teil des Rostellarrings nebst Scheitelganglien.

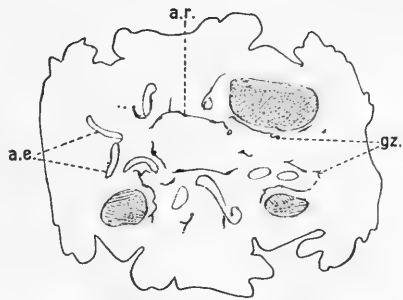


Fig. P. Querschnitt durch den Apicalring.

Der Apicalring. In ihrem weiteren Verlauf zum Scheitel bleiben die 8 Apicalnerven nahezu einander parallel, indem sie den Parenchymzapfen zwischen sich einschließen. Sind sie am Scheitel angelangt, so bilden sie unter seiner dicken Muskelplatte eine neue Ringverbindung, den Apicalring (Fig. P *a. r.*). Dies geschieht dort, wo jede Spur von den Saugnapfen aus dem Querschnitt verschwunden ist und die großen, kranzförmigen Schleifen der Scheitelanastomosen der Excretionsgefäße (*a. e.*) besonders auffallen. An diese sowohl wie an die Scheitelmuskulatur gehen die letzten Ausläufer der Apicalzweige, die Apicalfasern (Fig. 1 *a. f.*). Man sieht sie teils quer getroffen ganz nahe an die Cuticula des Scheitels ziehen, teils in der Fläche des Scheitels divergent nach allen möglichen Richtungen als einzelne Fasern verlaufen und sich mit den hier in größerer Anzahl vorkommenden Ganglienzellen¹⁾ verbinden (Fig. 1 *g. s.*).

Die Nerven der Saugnapfe. Nach der oben gegebenen Schilderung beteiligen sich sowohl laterale wie mediane Apicalzweige

1) Diese Ganglienzellen entsprechen wohl den „Drüsenzellen“ DEINER'S (1911), vgl. S. 191.

als auch die Hauptcommissur bzw. deren Seitenganglien an der Bildung der Saugnapfnerven. Ihrer Lage nach unterscheide ich folgende 3 Gruppen:

1. die hinteren Saugnapfnerven, welche von den Lateralnerven bzw. ihren Ganglien abzweigen und zum Grunde der Saugnäpfe ziehen;
2. die mittleren Saugnapfnerven, sowohl aus lateralen wie medianen Apicalästen stammend, treten als einfache, spärlich gegabelte Nerven in halber Höhe der Saugnäpfe auf;
3. die vorderen Saugnapfnerven, die aus den Scheitelganglien einzeln Ursprung nehmen.

Diese sämtlichen Nerven ziehen in etwas gewundenem Verlauf um die konkave Fläche des betreffenden Saugnapfes und gehen entweder an dessen proximale Bewegungsmuskeln oder durchbohren an

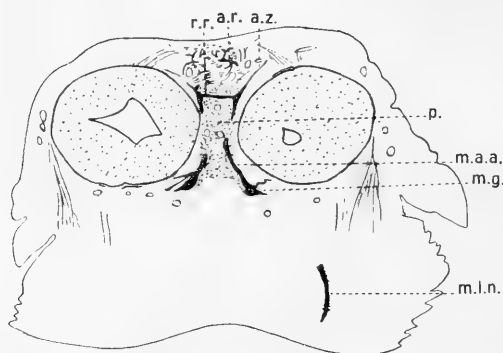


Fig. Q. Seitlicher Flächenschnitt, mehr lateral als Fig. H.

einer beschränkten Anzahl von runden Eintrittsstellen die feine homogene, daselbst leicht eingestülpte Hüllmembran. Schon BLUMBERG (1877) und später COHN (1899) haben kurze Beschreibungen bzw. Abbildungen von der Innervation der Saugnäpfe und dem weiteren Verhalten dieser Nerven gegeben, jedoch den Fasern höchstens bis zu einer „kolbigen Endigung“ nachgehen können. Gerade bei *Anoplocephala magna* habe ich die Nerven wegen der Größe der Saugnäpfe sehr gut noch weiter verfolgen können. Ihre Eintrittsstellen liegen bei allen 4 Saugnäpfen an nur wenigen, korrespondierenden Stellen, durchweg an den dem Muskelzapfen zugekehrten Flächen (Fig. O, Q, R). Konstant findet sich eine solche Öffnung in Höhe oder ein wenig hinter der Hauptcommissur, aus welcher, wie bereits erwähnt, von jedem Lateralganglion je ein

starker Nerv auf dem kürzesten, geraden Wege zu den beiden Nachbarsaugnapfen zieht und hier sofort eindringt. Dabei zeigt er außen eine typische Anschwellung, welche aber nicht sehr erheblich ist, und gelangt nun durch einen geraden, etwa $8\ \mu$ langen Kanal, der rings von radiären Muskelfasern umschlossen ist, tiefer in die Muskelmasse des Saugnapfes, wo er sich, soweit Platz vorhanden ist, verbreitert und auf dem gleichen Schnitt noch fast bis zur Subcuticula auf der Gegenseite verfolgen läßt.

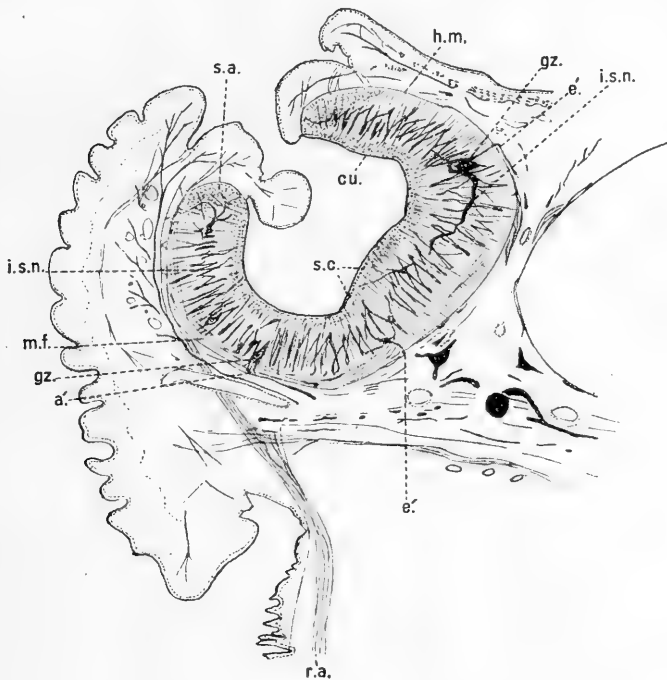


Fig. R. Sagittalschnitt durch einen Saugnapf. *a'* Austrittsstelle.
e' Eintrittsstelle der inneren Saugnapfnerven (*i. s. n.*).

Sogleich nach seinem Eintritt hat er in verschiedenster Richtung seine Zweige abgegeben, nun teilt er sich auf halbem Wege in 2 Hauptzweige, die nach beiden Seiten senkrecht zur Radiärmuskulatur inmitten deren Fasern weiterlaufen, wobei sie überallhin Nervenfasern zwischen die Radiärbündel senden, welche zu den, dort in gleichmäßigen Abständen eingelagerten großen Ganglienzellen (*g. z.*) ihren Weg nehmen, ein Verhalten, was *CONN* in Abrede stellt, indem er

diesen Zellen ausdrücklich die Bedeutung als Ganglienzellen abspricht.

Im ganzen genommen bilden also die Nervenfasern in den Saugnapfen ein umfangreiches Netzwerk mit vielen unregelmäßigen Commissuren, die immer wieder zusammenlaufen. Die beiden großen Nervenzweige in der Mitte vereinigen sich schließlich auch wieder, und zwar in der gleichen Ebene, wo sie sich teilten, zu einem starken Nerven, der bald darauf am lateralen Rande des Saugnapfes nach außen tritt, in ganz ähnlicher Weise, wie der Eintritt erfolgte. Ein zweites solches Paar konstanter Ein- und Austrittsstellen für Nerven habe ich in schwächerer Ausbildung vor der Hauptcommissur, etwa in halber Höhe der Saugnapfe, angetroffen. Es gehört dieses wohl zu den mittleren Saugnapfnerven, welche für den vorderen Teil der Saugnapfe bestimmt zu sein scheinen. Man sieht hier kein deutliches Maschenwerk mehr auf dem Querschnitt, sondern zwischen den Radiärfasern mit Parenchymgewebe und einzelnen Nervenfasern erfüllte Räume, ein Zeichen dafür, daß die Nerven an dieser Stelle eine andere Verlaufsrichtung aufweisen. Nach vorn zu kommen keine Verbindungen, etwa mit außerhalb der Saugnapfe am Scheitel gelegenen Nerven, vor. Demnach dringen auch die vorderen Saugnapfnerven nicht mehr in die Saugorgane ein, sondern versorgen ausschließlich die an ihrer Vorderfläche ansetzenden Bewegungsmuskeln. Somit ist das Nervensystem der Saugnapfe ein vollkommen in sich geschlossenes selbständiges System, bestehend aus einer beschränkten Anzahl die Grenzmembran durchbohrender Nerven, welche direkt aus der Hauptcommissur bzw. ihren Apicalästen hervorgehen, während die übrigen Saugnapfnerven nur die Bewegungsmuskeln versorgen.

Die Nerven der Retractoren. Besonders auf medianen Flächenschnitten (Fig. L, 3 u. 4 n. r. a) erkennt man wie jederseits ein sehr kräftiger, nur kurzer Nerv in schräger Richtung von den Lateralganglien aus nach außen geht, um von innen her an die Ansatzstellen der Retractoren zu gelangen, wo seine Verzweigungen mit zahlreichen großen, in einfacher Schicht angeordneten Ganglienzellen in Verbindung treten. Von jeder Ganglienzelle aus gehen wieder an die einzelnen Bündel der genannten Saugnapfmuskeln feine Fasern ab. Ferner bekommen die Bewegungsmuskeln, welche an der Vorderfläche bzw. mehr seitlich den Saugnapfen ansitzen, Nervenzweige von den vorderen Saugnapfnerven, welche von den Apicalzweigen stammen, aber nun bogenförmig von vorn nach hinten laufen,

dabei dünner werden und in reihenweise gelagerten Ganglienzellen endigen. Erst von hier erfolgt dann die Innervation der Muskelfasern.

Die Nervenzweige des Muskelzapfens wurden schon erwähnt; beachtenswert sind feine, in senkrechter Richtung aus der Hauptcommissur entspringende Nervenfasern, welche für die nächstgelegenen Schichten der im hinteren Teile des Scolex gelegenen Transversal- und Dorsoventralfasern bestimmt sind.

Es bleibt schließlich noch eine kurze Betrachtung über den Ringwulst übrig, dessen Muskeln nur spärlich entwickelt sind und zum größten Teile den Ringfasern des Scolex entsprechen. Ihre Nerven stammen vorwiegend von einem langen Zweig, den man an medianen Flächenschnitten jederseits von der Hauptcommissur diagonal nach hinten laufen sieht. Zu den großen homogenen, nur wenig färbbaren, kugligen Körpern, welche fast den größten Teil des Wulstes erfüllen, treten jedoch keine Nerven (Fig. L h. K).

Der feinere Bau der Nerven im Scolex.

Die Elemente des Nervensystemes sind im Kopf die nämlichen wie im übrigen Körper. Ein Unterschied hinsichtlich peripherer und zentraler Teile ist nur insofern deutlich erkennbar, als bei ersteren die Stützfasern der einzelnen Nerven verschieden weit auseinanderweichen, während sie, in den zentralen Commissuren z. B., entweder in gleichen Abständen (Fig. M) oder zu einem dichteren Maschennetz zusammengedrängt erscheinen als anderswo im Körper. Dazu kommt es vor allem in der Hauptcommissur zur Ansammlung von Ganglienzellen von einer solchen Größe, wie man sie nur eben im Scolex selber antreffen kann. Schon LEUCKART erkannte sie als solche in dem Stützgewebe und gab ihre Form als oval bis dreieckig, ihre Größe auf 20 bis 25 μ an.

Bei *Anoplocephala magna* sind diese Zellen oval gestaltet und messen durchweg 18 μ ; ihr runder, bläschenartiger Kern 7 μ . Er ist im Zentrum mit einem dunklen Kernkörperchen ausgestattet, während der Protoplasmaleib der Zellen körnige Elemente enthält und in zahlreiche, gleichmäßig starke Nervenfortsätze ausläuft, demnach multipolar ist.

Bei *A. mamillana* sollen nach ZSCHOKKE (1888) Ganglienzellen selten sein, was ich bestätigen kann. Es sind ovale Zellen mit großem Kern und zwei fadenförmigen Ausläufern; zwischen den Fäden, welche die Nervenbündel untereinander verbinden, liegt eine molekulare Substanz.

Nach COHN (1899) besteht überhaupt kein Unterschied im Aufbau der nervösen Elemente gegenüber den Nervensträngen der Glieder. TOWER endlich findet bei *Moniezia expansa* wie an den Hauptsträngen so auch an den Commissuren zusammenhaltende zellige Auflagerungen „binding cells“, daneben Ganglienzellen und Bindegewebszellen von der gewöhnlichen Beschaffenheit wie im übrigen Körper.

V. Vergleichende Schlußbetrachtungen.

Einen Beitrag zur weiteren Klärung der schwierigen Frage: Welche Abschnitte des Nervensystems der Cestoden sind als zentrale, welche als periphere zu deuten?, einer Frage, zu welcher seinerzeit NIEMIEC, BRAUN, COHN, TOWER u. A. in verschiedener Weise Stellung genommen haben, können meine Untersuchungen an *Anoplocephala magna* nicht liefern. Wohl aber mag eine kurze Gegenüberstellung der Nervensysteme von *A. magna* und *A. perfoliata* lehren, wie wenig beweisend die Argumente COHN's sind, aus denen er die phylogenetische Stellung nicht bloß der Gattung *Anoplocephala*, sondern der ganzen großen Familie der Anoplocephalinae (R. BLANCHARD, 1891) herleiten wollte.

Dank LÜHE's gründlicher Vorarbeit hat COHN vom Nervensystem der *A. perfoliata* eine kurze, im allgemeinen ziemlich zutreffende Schilderung gegeben. Von der dritten Bandwurmart, welche bei Pferden vorkommt, *A. mamillana* (MEHLIS) hingegen stand ihm nur ein einziges älteres Exemplar zur Verfügung, wahrscheinlich das gleiche, an dem schon LÜHE die Muskulatur studierte. Daher berichtete COHN im Grunde genommen nur einige, ihm aus Gründen der Homologie offenkundig erscheinende Irrtümer, welche ZSCHOKKE wohl infolge der geringen Größe und der Seltenheit des Objekts, seine Exemplare stammten aus Taschkend, möglicherweise auch aus technischen Gründen unterlaufen konnten. Jedoch ist dasjenige, was COHN über diese Art neu hinzufügt, z. B. das absolute Fehlen eines Rostellarrings sowie das sonstige Verhalten der Apicaläste, nicht ohne einen gewissen Zweifel aufzunehmen und wäre gewiß einer sorgfältigen Nachprüfung wert. Mir stand zwar eine ziemlich große Anzahl von Exemplaren dieser Art zur Verfügung, da ich an der Ostfront Gelegenheit hatte, reichlich davon zu sammeln, jedoch sollten diese ursprünglich dem Zwecke einer Untersuchung in

anderer Richtung dienen und würden auch zu einer feineren, ins einzelne gehenden Vergleichung des Nervensystems nicht genügen.

Die Befunde COHN's an *A. perfoliata* habe ich einer genauen Nachprüfung unterzogen, da ich hiervon sehr gutes, nach BLOCHMANN gefärbtes Schnittmaterial anfertigen konnte. Dabei bestätigten sich diese im wesentlichen; ich konnte außerdem noch einige, weiter unten zu erörternde Besonderheiten ausfindig machen. Zugleich habe ich damit eine gewisse Sicherheit für die Richtigkeit meiner eigenen Untersuchungsergebnisse gewonnen.

Es sind folgende Eigenschaften des Nervensystems von *A. perfoliata*, welche COHN als Beweise für ein primäres Fehlen der Haken bei Anoplocephalinen und damit für ihr phyletisch hohes Alter hinstellt:

1. Die freie Endigung der acht Apicaläste im vorderen Teile des Scolex. Sie bilden weder einen Rostellar- noch einen Apicalring, sondern stellen rein funktionelle Nerven dar.

2. Die noch aus 2 deutlichen Quersträngen aufgebaute Hauptcommissur, welche sich ursprünglich aus einer Ringcommissur entwickelt haben soll.

3. Der gesonderte Verlauf der linken und rechten Mediannerven n der Dorsoventralcommissur, so daß keine typische Kreuzcommissur mehr zustande kommt.

Dazu kommen nun noch Besonderheiten für *A. perfoliata*, welche ihren selbständigen Charakter andeuten:

4. Ein hinterer Nervenring im Scolex fehlt.

5. Die 8 Saugnapfnerven gehen in mittlerer Höhe des Muskelzapfens aus den Apicalästen hervor.

6. Die Zahl der aus dem ursprünglich unregelmäßigen Netzwerk differenzierten Commissuralringe beträgt in jedem Gliede konstant 3.

7. Die Zweiteilung der Längsmuskulatur in den Gliedern und eine dementsprechende Ausbildung von Außennerven: Außenlängsnerven, Außencommissuren und jederseits eines durchlaufenden Marginalnerven.

8. Die regelmäßigen Bogen und Verdickungen der Längsnervenstränge infolge Kürze und Breite der Glieder bzw. Lage der Hauptexcretionsgefäße.

9. Die Lage der Begleitnerven, bedingt durch Raummangel im Scolex.

Dem gegenüber besitzt nun *A. magna*, ähnlich wie *Moniezia expansa* und *Taenia saginata*, trotz ihrer Hakenlosigkeit sowohl einen Rostellar- wie einen Apicalring, ja sogar einen hinteren Nervenring im Scolex. Von der Zweiteilung der Hauptcommissur ist ebenso wenig etwas zu erkennen wie von der Isoliertheit der medianen Scolexnerven in dieser Commissur. Schließlich bestreite ich das Vorkommen eines besonderen Systems von Außennerven in Gestalt von Außenringen und Außenlängsnerven.

Es ergibt sich nunmehr die merkwürdige Tatsache, daß gerade die von COHN als Hauptbeweisstücke für seine Schlüsse herangezogenen Punkte bei *A. magna* nicht zutreffen, obwohl sie ein typischer Vertreter der Gattung *Anoplocephala* ist.

Aus dem verschiedenen Bau des Körpers, besonders aus der Anordnung seiner Muskulatur lassen sich die Verschiedenheiten im Nervensystem ziemlich mühelos ableiten. Wir haben bei *A. perfoliata* keine Spur mehr von einem Rostellum bzw. von einem entsprechenden Parenchymzapfen, vielmehr schließen sich hier die sehr kräftigen Muskeln des Scheitels unmittelbar an diejenigen des Muskelzapfens nach hinten zu an. Es werden wohl feine, verbindende Nervenfasern zwischen den benachbarten Apicalästen möglich sein, aber es kann keine Commissur nach Art eines Rostellarringes zur Ausbildung gelangen. Auch die verschiedene Richtung und Form der Saugorgane, die mehr diffuse Anordnung der übrigen Muskeln im Scolex lassen eine andere Anordnung der Nerven erklärlich erscheinen. Aus eigener Beobachtung kann ich das Vorkommen von „hinteren Saugnapfnerven“ auch für *A. perfoliata* bestätigen, welche aus dem hinteren Teile des Lateralganglions jeder Seite zu zweien ihren Ursprung nehmen und ihre Fasern zum Teil von hinten in die Saugnäpfe, zum Teil an die Wurzeln der Retractoren zwischen die Saugnäpfe schicken. Die 8 Saugnapfnerven COHN's entsprächen dann den „mittleren Saugnapfnerven“ von *A. magna*, während die frei divergierenden Enden der Apicalzweige den von mir als „vordere Saugnapfnerven“ bezeichneten Nerven entsprechen könnten.

Ein hinterer Nervenring fehlt schon deshalb, weil bei *A. perfoliata* kein Ringwulst vorkommt, sondern statt dessen 4 lange Anhangslappen über das Collum hinaus nach hinten ragen. Diese werden nun, wie ich leicht feststellen konnte, durch je einen entsprechenden Mediannerven versorgt, dessen Fasern an der Abgangsstelle der Lappen ganz locker angeordnet sind (ihre Breite beträgt beinahe

60 μ), und von denen jeder in seinem Zentrum eine große Ganglienzelle sowie nach der Peripherie zu vielfache baumähnliche Verästelungen in der Querschnittsebene erkennen läßt. Diese Nervenzweige reichen, ähnlich wie im Halswulst von *A. magna* die aus dem hinteren Nervenring hervorgehenden Fasern, bis an die Cuticula heran.

In den Proglottiden, die einerseits stark ausgeprägte blätterartige Verbreiterungen des hinteren Wulstes, andererseits glatte und schmale, höchstens leicht gewellte Ränder aufweisen, sind keine so großen Unterschiede des Nervensystems vorhanden, wahrscheinlich wegen der ziemlich großen Übereinstimmung im Bau der Geschlechtsorgane. So ist die Anzahl der Commissuralringe in jedem Gliede bei beiden gleich (nämlich 3¹⁾), während sie bei *A. mamillana* 5—6 beträgt. Auch in dem Verhalten der feineren Nerven der Proglottiden dürfte noch manche Übereinstimmung bestehen.

Dennoch wäre es ein Irrtum zu glauben, daß die 3 Bandwürmer des Pferdes, wenn sie auch oft einen und denselben Wirt und wahrscheinlich auch den gleichen Zwischenwirt bewohnen, von dem wir bis jetzt ebenso wie über die Entwicklungsgeschichte dieser Cestoden absolut gar nichts wissen, nun einen in allen Teilen homologen Bau im Nervensystem zeigen müßten. Es wäre also gewissermaßen *A. perfoliata* die Mittelform, *A. magna* die Riesenform und *A. mamillana* eine Miniaturausgabe eines und desselben Musters.

Viel näher liegt die Vermutung, daß *A. perfoliata* als Extrem einer besonderen Untergruppe der Anoplocephalinen angehört, während *A. magna* und *A. mamillana* sich im allgemeinen näher stehen und auch zu den übrigen bisher beschriebenen Arten der Gattung *Anoplocephala*: *A. latissima* n. nov. (DEINER, 1911), *A. minima* n. nov. (MELLO, 1911), (*Taenia*) *gigantea* (PETERS), *A. zebrae* (?), vielleicht auch mit den Gattungen *Moniezia*, *Bertia* u. a. in bezug auf den Bau des Nervensystems eine engere Verwandtschaft erkennen lassen.

Als ein wichtiges gemeinsames Merkmal kommt sicherlich allen Anoplocephalinen die Eigentümlichkeit zu, daß sich bei ihnen aus dem, von niederen Cestodenformen (Liguliden, Bothriocephalen) angefangen bis hinauf zu den höchstentwickelten Gruppen der Tänien (*crassicollis*-Typus), immer wieder anzutreffenden unregelmäßigen Nervennetz der Glieder, entsprechend den Besonderheiten in der

1) Ebenso bei *A. latissima* DEINER (1911).

Muskelanordnung ein Teil zu besonderen, in jedem Gliede in konstanter Anzahl ausgebildeten Commissurenringen gesammelt hat oder im Scolex graduell verschiedene entsprechende funktionelle Umwandlungen erfahren hat, derart, daß dort, wo noch Reste eines Rostellums in erheblichem Umfange erhalten geblieben sind (*A. magna*), auch Apical- und Rostellarringe gut ausgebildet wurden, während sich von diesen bei *A. perfoliata* keine Spur mehr vorfindet.

Damit komme ich zu dem Schlusse, daß sich die Hakenlosigkeit der Anoplocephalinen (wie bei *Taenia saginata*) am leichtesten als eine sekundäre Erscheinung deuten läßt. Das Ursprüngliche war der Besitz von Haken.

Literaturverzeichnis.

- BALSS, H. H., Über die Entwicklung der Geschlechtsgänge bei Cestoden nebst Bemerkungen zur Ektodermfrage, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 91, p. 266—296, 1908.
- BARTELS, E., *Cysticercus fasciolaris*, Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in *Taenia crassicolis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 16, Anat., p. 311—370, 1902.
- BLANCHARD, E., Recherches sur l'organisation des vers, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 7, p. 87—127, 1847.
- BLUMBERG, C., Anatomie der *Taenia plicata*, *Taenia perfoliata* und *Taenia mamillana*, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilkunde, Vol. 3, p. 33—43, 1877.
- BRAUN, M., Cestodes, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 4, 1 b, 1894.
- COHN, L., Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 89—160, 1899.
- DEINER, E., Anatomie der *Anoplocephala latissima* (n. nov.), in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 19, p. 347—372, 1911.
- KAHANE, S., Anatomie von *Taenia perfoliata* G. als Beitrag zur Kenntnis der Cestoden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 34, p. 175—254, 1880.
- LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 1879—1886.
- LÜHE, M., Zur Morphologie des *Tänienscolex*, Inaug.-Diss., Königsberg 1894.
- , Zur Kenntnis der Muskulatur des *Tänienkörpers*, in: Zool. Anz., Vol. 19, p. 260—264, 1896.
- , Das Nervensystem der *Ligula* in seinen Beziehungen zur Anordnung der Muskulatur, *ibid.*, p. 383—384.

- NIEMIEC, J., Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 7, p. 1—60, 1886.
- NITSCHKE, H., Untersuchungen über den Bau der Tänien, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 23, p. 181—197, 1873.
- SCHAEFER, R., Die Entwicklung der Geschlechtsausführwege bei einigen Cestoden mit besonderer Berücksichtigung der Epithelverhältnisse, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat., p. 583—621, 1913.
- SCHEIBEL, A., Der Bau der Taenia magna ABILDGAARD, Inaug.-Diss., Gießen 1895.
- SCHNEIDER, A., Untersuchungen über Plathelminthen, in: 14. Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde, p. 64—140, 1873.
- TOWER, W. L., The nervous system in the Cestode *Moniezia expansa*, in: Zool. Jahrb., Vol. 13, Anat., p. 359—384, 1900.
- ZERNECKE, E., Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden, ibid., Vol. 9, Anat., p. 92—161, 1896.
- ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, Genève 1888, in: Mém. Inst. nat. Genévois, Vol. 17, 1886—1889.
-

Erklärung der Abbildungen.

- a. a* Apicalast
a. e Anastomose der Excretions-
 gefäße
a. f Apicalfasern
a. g. n äußerer Genitalnerv
a. r Apicalring
a. r. n äußere radiäre Nervenfasern
a. s Apicalstamm
a. z Apicalzweig
b. n Begleitnerv
Cb Cirrusbeutel
c. r Commissuralring (1 vorderer,
 2 mittlerer, 3 hinterer)
cu Cuticula
d. b. n dorsaler Begleitnerv
dv. c dorsoventrale Nervenfasern
 der Hauptcommissur
dv. m dorsoventrale Muskelfasern
e. w Gefäßplexus im Scolex
g. z Ganglienzelle
h. c Hauptcommissur
Hd Hoden
h. e Hauptexcretionsgefäß
h. k homogene Körper im Ring-
 wulst
h. l. n Hauptlängsnerv
h. m homogene Membran des Saug-
 napfes
h. n. r hinterer Nervenring
h. s. n hinterer Saugnapfnerv
i. g. n innerer Genitalnerv
i. r. n innere radiäre Nervenfasern
i. s. n innerer Saugnapfnerv
l lateral
l. g Lateralganglien der Haupt-
 commissur
l. h. n linker Hauptlängsnerv
l. m Längsmuskulatur (*a* äußere,
i innere Schicht)
m Muskelfasern
m. f Meridionalfasern des Saug-
 napfes
m. g Medienganglion der Haupt-
 commissur
mg. n Marginalnerv
m. l. n medianer Längsnervenstrang
m. n Mediannerv der Haupt-
 commissur
m. s. n mittlerer Saugnapfnerv
my Myoblasten des Cirrusbeutels
m. z Muskelzapfen
n. m. z Nerven des Muskelzapfens
n. r. a Nerven der Retractoren
Ov Ovarium
p Parenchymmasse
p. k Parenchymknopf
q. c Fasern der Quercommissur
r. a Retractores acetabulorum

<i>r. f</i>	Radiärmuskeln des Saugnapfes	<i>Ut</i>	Uterus
<i>r. n</i>	Radiärnerven	<i>v. b. n</i>	ventraler Begleitnerv
<i>r. r</i>	Rostellarring	<i>Vg</i>	Vagina
<i>R. s</i>	Receptaculum seminis	<i>V. df</i>	Vas deferens
<i>r. w</i>	Ringwulst	<i>V. s</i>	Vesicula seminalis
<i>s. a</i>	Sphincter acetabuli	<i>v. g</i>	vorderes Scheitelganglion
<i>s. c</i>	Subcuticulazellen	<i>v. s. n</i>	vorderer Saugnapfnerv
<i>s. m</i>	Scheitelmuskulatur	\approx	Zwischenraum zwischen den zwei
<i>t. m</i>	Transversalmuskulatur		Schichten der Längsmuskulatur
<i>u. n</i>	unregelmäßiges Netzwerk		

Tafel 6.

Fig. 1. Querschnitt durch den Scheitel vor Beginn der Saugnäpfe. 50 : 1.

Fig. 2. Medianer Flächenschnitt durch die Hauptcommissur. 20 : 1.

Fig. 3. Wie vorher, in geringer Entfernung davon. 20 : 1.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Hauptcommissur. 20 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis der Verstümmelungs- und Regenerationsvorgänge am Lacertilierschwanz.

Von

Benno Slotopolsky.

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich.)

Mit Tafel 7—9 und 11 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

I. Teil. Die Verstümmelungsvorgänge.

1. Abschnitt. Historisches und Kritisches.

2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Problemstellung und Methode.

2. Kapitel. Material und Technik.

3. Kapitel. Versuche.

A. An Blindschleichen.

I. Ist die Blindschleiche der Selbstverstümmelung fähig?

II. Nachweis der Unmöglichkeit der Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzende.

B. An Eidechsen.

I. Kommt bei den Eidechsen eine Selbstverstümmelung vor?

II. Ist auch die in der Natur vorkommende Schwanz- verstümmelung der Eidechsen immer eine Auto- tomie?

- III. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen?
- IV. Kann der Reflex auch ein psychogener sein? Eventueller Einfluß des Willens.
- V. Fallen die präformierten Bruchstellen mit den loci minoris resistentiae für Zug zusammen?
- VI. Ist auch bei den Eidechsen Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzende unmöglich?
- VII. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Können am Regenerat applizierte Reize Autotomie auslösen?
- VIII. Fähigkeit der Lacertilier, mehrmals hintereinander zu autotomieren.
- IX. Theorie der automatischen Bewegungen der Amputate.
- X. Zweckmäßigkeit der Schwanzverstümmelungen in der Natur.

II. Teil. Zur Anatomie des Lacertilerschwanzes.

- 1. Abschnitt. Historisches und Problemstellung.
- 2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.
 - 1. Kapitel. Material und Technik.
 - 2. Kapitel. Ergebnisse.
 - A. Beschaffenheit des Wirbelspaltes.
 - B. Beginn der Querteilung der Wirbel.
 - C. u. D. Beziehungen zwischen Wirbel- und Wirtelzahl.
 - E. Die Intervertebralregion.
 - F. Die Querfortsätze.
 - G. Die sekundären Dornfortsätze.
 - H. Die Hämapophysen.
 - I. Ende der Schwanzwirbelsäule.

III. Teil. Regenerationsvorgänge.

- 1. Abschnitt. Historisches und Problemstellung.
- 2. Abschnitt. Eigene Untersuchungen.
 - 1. Kapitel. Material und Technik.
 - 2. Kapitel. Versuche.
 - I. Individuelle Variationen der Regenerationsgeschwindigkeit.
 - II. Einfluß der Operationsweise.
 - III. Regeneration von Regeneraten aus.
 - IV. Regeneration der Schwanzspitze.
 - V. Regeneration von intervertebraler Schnittfläche.
 - VI. u. VII. Regeneration von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel.
 - VIII., IX. u. X. Mehrfachbildungen.

Zusammenfassung.

Einleitung.

Die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanze, die heute allgemein als typische Selbstverstümmelung (Autotomie) betrachtet werden, gehören zu den meistgenannten Fällen derartiger Naturerscheinungen. Es wäre aber ein Irrtum zu glauben, daß sie auch zu den bestgekannten, ich meine besterforschten gehören. Es gibt im Gegenteil Beispiele von Autotomie, die viel weniger bekannt sind, als der Schwanzverlust der Eidechsen, und dennoch zurzeit viel sicherer erforscht und gründlicher abgeklärt sind, z. B. die Selbstverstümmelung der Crustaceen, der Seesterne und der Regenwürmer. Der Grund hierfür liegt in der Einfachheit, Klarheit und Eindeutigkeit der entsprechenden Vorgänge bei den genannten Tieren, während die Schwanzverstümmelung bei den Lacertilern ein höchst komplizierter Vorgang ist, dessen richtige Interpretation nur mit Hilfe einer sehr sorgfältig erwogenen und fein abgestuften experimentellen Methodik und Argumentation möglich ist. Bei der Komplexität und Vielseitigkeit dieses Prozesses waren die bisher über ihn angestellten Untersuchungen, die hauptsächlich von FREDERICQ herrühren, so verdienstvoll sie sind, nicht erschöpfend. FREDERICQ's Argumentation scheint mir in der Hauptsache unrichtig, seine tatsächlichen Beobachtungen bedürfen in wichtigen Punkten einer Korrektur und Ergänzung, ebenso auch die Untersuchungsmethoden, so daß auf Grund der Arbeiten FREDERICQ's keine sichere Entscheidung darüber möglich ist, ob die Lacertilier überhaupt einer wirklichen Selbstverstümmelung fähig sind, ob diese willkürlich oder unwillkürlich zustande kommt, ob wir es schließlich bei der in der Natur vorkommenden Schwanzverstümmelung der Eidechsen mit einer Autotomie zu tun haben, ganz abgesehen davon, daß eine Reihe weiterer die Eidechsen Schwanzverstümmelung betreffender Punkte von FREDERICQ gar nicht behandelt wurden. Wenn auch nun die von mir auf Grund einer, wie ich glaube, vollkommeneren Methodik und richtigeren Argumentation erzielten Ergebnisse im Endresultate zu denen FREDERICQ's in keinem fundamentalen Gegensatze stehen, so hindert das doch nicht, daß die bisherigen Anschauungen über die Schwanzverstümmelung der Lacertilier, wenn auch tatsächlich in der Hauptsache richtig, so doch auf einem falschen Wege gewonnen wurden und daher zu Unrecht bestanden. Was aber noch wichtiger ist, die richtige Methodik und Argumentation für Untersuchungen über Selbstverstümmelungen überhaupt auszuarbeiten und an einem geeigneten

Beispiel praktisch durchzuführen, erschien mir als dringendes Erfordernis schon mit Hinblick auf künftige Untersuchungen über Autotomie an anderen Objekten; gegenwärtig werden bei solchen Untersuchungen infolge ungenügender Methodik wertvolle Erkenntnisse bei gegebenem Material versäumt, wie ich noch zeigen werde. Meine Untersuchungen über die Schwanzverstümmelung der Lacertilien haben daher einen doppelten Zweck, einmal diese selbst einwandfrei und umfassender, als bisher zu erforschen und zu richtig begründeten Vorstellungen über sie zu verhelfen, ferner aber auch ein allgemein gültiges methodisches Schema zu geben für alle derartigen Untersuchungen überhaupt.

Die Regenerationsvorgänge am verstümmelten Schwanz der Eidechsen und Blindschleichen sind ebenfalls längst und allgemein bekannt und, wie es in der Natur der Sache liegt, besser erforscht, als die Verstümmelungsprozesse. Immerhin bedürfen auch diese Untersuchungen noch einiger Ergänzung; so wurden meines Wissens bisher noch keine exakten Untersuchungen angestellt über die Regeneration von einer intervertebralen Schnittfläche aus und von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel, über die Regeneration der Schwanzspitze u. a. m. Diese Lücke auszufüllen, ist die zweite Aufgabe meiner Arbeit.

Schließlich gibt es noch eine Reihe von Punkten in der Anatomie des Lacertilien Schwanzes, die für Verstümmelung und Regeneration Bedeutung haben, bisher aber entweder noch strittig oder nicht genügend untersucht worden waren. Hier die nötigen Erhebungen anzustellen, hielt ich für meine dritte Aufgabe.

I. Teil.

Die Verstümmelungsvorgänge.

1. Abschnitt.

Historisches und Kritisches.

Daß die Eidechsen in der Natur häufig eine Verstümmelung ihres Schwanzes erleiden, weiß man schon sehr lange. Auf welche Weise die Verstümmelungen zustande kommen, darüber bestehen ebenfalls schon lange Beobachtungen. Nach M. NEEDHAM (1750) werden die Eidechsen von den Kindern verstümmelt, die gern mit ihnen ein grausames Spiel treiben. Mir erzählten Bewohner des

eidechsenreichen Tessins, die Eidechsen bissen sich bei den Kämpfen der Begattungsperiode gegenseitig die Schwänze ab. Ich nahm diese Behauptung etwas skeptisch auf, fand sie aber später durch eine direkte Beobachtung GLÜCKSELIG's (1863) bestätigt. GLÜCKSELIG gibt sogar an, daß die männlichen Eidechsen im Liebestaumel auch den Weibchen den Schwanz abbeißen. Jedermann weiß schließlich oder hat es wohl auch selbst erfahren, daß der Schwanz einer verfolgten und an diesem gepackten Eidechse sehr leicht abbricht und in der Hand des Verfolgers zurückbleibt, während das verstümmelte Tier entflieht. Über die Natur dieses Vorganges machte man sich aber bis gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts keine Gedanken und sofern man sich überhaupt dazu äußerte, sah man den Schwanzverlust der Lacertilier ohne weiteres als einen rein passiven Vorgang an. Die große Brüchigkeit des Schwanzes, für die man später in der Querteilung der Schwanzwirbel eine anatomische Grundlage fand, schien die leichte Verstümmelung genügend zu erklären. Man stellte sich vor, daß der brüchige Schwanz dem Tiere leicht auszureißen sei. Die den Schwanzverlust bewirkenden Kräfte wären in diesem Falle der Zug des den Schwanz packenden Verfolgers und der Gegenzug des sich flüchtenden Tieres. In dieser Weise fassen offenbar auch noch HYRTL (1853), LEYDIG und selbst 1885 noch FRAISSE unser Phänomen auf. Einzig RANKIN (1857) macht eine Bemerkung, die eine andere Anschauung von dem Vorgange verrät. Er sagt, der Schwanzverlust bei der Blindschleiche sei oft allein das Resultat „instinktiver Anstrengung“. RANKIN hält also offenbar die Schwanzverstümmelung bei *Anguis fragilis* für einen aktiven Vorgang, für eine Selbstverstümmelung. Er gibt aber keine nähere Erklärung und keine weitere Begründung. Erst FREDERICQ, der im Jahre 1882 mit seinen systematischen Untersuchungen über die von ihm Autotomie benannte Selbstverstümmelung der Tiere begann, machte auch die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanz zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen und kam zu dem Ergebnis, daß es sich bei ihnen um eine Autotomie handle.

Den Begriff Autotomie definiert FREDERICQ nicht immer in genau gleicher Weise. Manchmal versteht er darunter bloß Selbstverstümmelung (*Mutilation active*), manchmal aber auch faßt er den Begriff enger als reflectorische Selbstverstümmelung, so z. B. in der Formulierung: „L'Autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux.“ Ich ziehe die erste Fassung unbedingt vor; denn es gibt Fälle von zweifellos will-

kürlicher Selbstverstümmelung, z. B. der von MORGAN (1907) oft beobachtete Fall des Einsiedlerkrebses: „Wird diesem Tier ein Bein distal von der Bruchstelle abgeschnitten, so kann es vorkommen, daß es zuerst nicht gleich abgeworfen wird; dann packt der Krebs mit den Scheren der ersten Beine den Stummel und zieht solange daran, bis das genügende Gegengewicht da ist, um das Bein an der präformierten Bruchstelle abwerfen zu können.“ Hier erfolgt die Selbstverstümmelung also doch offenbar willkürlich; sollte man deswegen nun diesen Fall nicht als Autotomie bezeichnen? Ich werde dementsprechend im folgenden von Autotomie immer im Sinne von bloßer Selbstverstümmelung sprechen, ohne daß damit über die Willkürlichkeit oder Unwillkürlichkeit des Vorgangs etwas präjudiziert sein soll. Der Begriff Autotomie ist aber damit noch nicht vollständig geklärt. Wenn es auch evident ist, daß man unter Autotomie nur eine aktive Verstümmelung, ein „Abwerfen“ eines Körperteils zu verstehen hat, und daß passives „Abreißen“ eines solchen nicht dazu gehört, so erhebt sich doch da eine Schwierigkeit. Zum passiven Abreißen eines Körperteils am lebenden Tiere ist natürlich nicht nur der Zug des Experimentators, sondern auch ein Gegenzug des Tieres notwendig (so wie beim toten Tier doppelseitiger Zug des Experimentators). Darin liegt aber nun eine aktive Muskeltätigkeit des Tieres; eine aktive Muskeltätigkeit des Tieres bei dem Verlust eines Körperteils wird aber in der Literatur vielfach als Kriterium der Selbstverstümmelung bezeichnet. Doch es ist klar, daß diese Definition ungenügend ist. Es kommt nämlich vor allem darauf an, welcher Art diese Muskeltätigkeit ist. Wenn man ein laufendes Pferd am Schwanz packt und ihm dabei ein Büschel Haare ausreißt, so hat zwar sicherlich eine aktive Muskeltätigkeit des Pferdes (sein Zug nämlich) die Verstümmelung bewirkt, aber dennoch wäre es unsinnig, hier von Selbstverstümmelung zu sprechen. Das Pferd hat eben die Schwanzhaare nicht „abgeworfen“, sondern „sie sind ihm ausgerissen worden“. Es geht deshalb auch nicht an, wie FREDERICQ (1893) das tut, als Autotomie das Phänomen zu bezeichnen, daß ein am Schwanz gefaßter wilder Vogel heftig zerrend einige Federn in unserer Hand zurückläßt, oder wie FRENZEL (1891) es tut, ohne weiteres von Autotomie zu sprechen, wenn eine am Schwanzende gepackte Haselmaus entfliehend, ein Stück ihrer Schwanzhaut preisgibt, wie (man verzeihe den Vergleich) Joseph sein Gewand der Frau Potiphar . . . Es gehört eben zum Begriff Autotomie nicht einfach eine aktive Muskeltätigkeit überhaupt sondern eine

besondersartige aktive Muskeltätigkeit an dem zu verstümmelnden Körperteil.

Wie ging nun FREDERICQ bei seinen Untersuchungen vor? Als Material diente ihm zunächst *Anguis fragilis*. Auf den Schwanz einer toten Blindschleiche ließ er mittels Gewichten einen so lange zunehmenden Druck wirken, bis der Schwanz riß. Dies war erst bei einem Zuge von über 490 g der Fall. Die Blindschleiche hatte 19 g gewogen; der zum Bruche des Schwanzes erforderliche Zug betrug demgemäß mehr als das 25fache des Körpergewichtes. FREDERICQ schloß daraus sofort, daß beim Schwanzverlust der lebenden, am Schwanze gepackten Blindschleiche die mechanische Zerbrechlichkeit des Schwanzes, bzw. der bloße Zug nicht ausschlaggebend sein könnten, daß also der natürliche Verstümmelungsvorgang kein passiver sei, sondern eine Autotomie. Da — so wird dabei argumentiert — eine so große Kraft notwendig ist, damit der Schwanz passiv zerreißt, so wird dem lebenden Tier der Schwanz bei der Verstümmelung nicht ausgerissen (passive Verstümmelung), sondern es wirft ihn selbst ab (aktive Verstümmelung, Autotomie). Dieser Argumentation haben sich alle Autoren angeschlossen, die sich seither mit dem Schwanzverstümmelungsprobleme befaßten; FRENZEL (1891), der zeigte, daß der großen amerikanischen *Tupinambis teguixin*, wenn sie tot ist, der Schwanz ebenso schwer auszureißen ist wie eine Extremität, während der Schwanz des lebenden Tieres mit Leichtigkeit bricht, wenn man es an demselben packte, CONTEJEAN (1890), der FREDERICQ's Ergebnisse bestätigte und FAUSSEK (1900), der eine zusammenfassende Darstellung des Problemes gab. Diese Argumentation ist aber grundsätzlich zu verwerfen. So richtig es ist, am toten Tier die für eine rein passive Zerreißung des Schwanzes notwendige Zugkraft quantitativ zu bestimmen, so verkehrt ist es, sie mit dem Körpergewicht des Tieres in Relation zu setzen. Das Problem besteht in der Frage: Wird dem lebenden Tiere, das am Schwanze gepackt, diesen verliert, der Schwanz ausgerissen, oder wirft es ihn ab? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zwei Größen kennen, die miteinander zu vergleichen sind: die Kraft, die nötig ist, um den Schwanz rein passiv zu zerreißen und die Kraft, mit der das lebende am Schwanze gepackte Tier, das ja die größten Anstrengungen macht, um zu entfliehen, an diesem zieht, man kann auch sagen, die maximale Zugkraft des Tieres. Nur wenn die erste Größe die zweite übertrifft, ist man berechtigt, den Vorgang als Autotomie zu

betrachten. FREDERICQ hat nur die erste Größe bestimmt. Statt der zweiten maß er das Körpergewicht des Versuchstieres, einen gänzlich irrelevanten Faktor; denn wir wissen ja gut, daß die Zugkraft eines Tieres sein Körpergewicht weit übersteigen kann, und doch nur auf die Zugkraft kommt es hier an. Ja noch ein Weiteres. Unter den höchst komplexen Verhältnissen, unter denen sich in der Natur die Schwanzverstümmelung abspielt, wirkt auf den ergriffenen Schwanz nicht nur die maximale Zugkraft des Tieres, das sich bemüht zu entfliehen, sondern auch der lokale Druck der Finger oder des Gebisses des Verfolgers, der an sich keineswegs eine zu vernachlässigende Größe darstellt, gelingt es doch, wie ich ermitteln konnte, bei einer toten Eidechse leichter den Schwanz zwischen den Fingern zu zerquetschen, als ihn durch Zug zu zerreißen. Es hätte also eine Versuchsanordnung getroffen werden müssen, bei der ein Druck auf den Schwanz ganz fortfällt und nur der Zug des Tieres auf ihn einwirkt.

Eine solche Versuchsanordnung haben denn auch FREDERICQ und CONTEJEAN bei Eidechsen, wenn auch in anderer Absicht, nämlich um mit dem Druck einen den eventuellen Autotomiereflex auslösenden Reiz auszuschalten, tatsächlich getroffen. Sie nutzten aber diese Versuchsanordnung nicht methodisch aus und bauten ferner auf ihren Ergebnissen nicht klar diejenige Argumentation auf, die einen einwandfreien Autotomiebeweis hätte liefern können. Objektiv allerdings war der Ausfall ihrer Versuche möglicherweise für Autotomie beweisend. Eidechsen wurden an einem durch ein Pflaster am Schwanz befestigten Faden festgehalten und nun womöglich noch mit einem glühenden Stabe am Rumpfe berührt, so daß sie verzweifelte Anstrengungen machten, um zu entfliehen. Dabei übte ein solches Tier sicherlich auf den festgehaltenen Schwanz seine maximale Zugkraft aus. Aber es gelang ihm in den Versuchen CONTEJEAN'S und FREDERICQ'S nie, sich zu befreien; niemals brach unter diesen Bedingungen der Schwanz. Es war also die maximale Zugkraft des Tieres offenbar nicht ausreichend, um eine Schwanzruptur zu bewirken. Diese trat aber prompt ein, sobald nun der Schwanz selber gereizt wurde. Da kann die Ruptur, wie es scheint, nichts anderes gewesen sein, als eine Selbstverstümmelung. Objektiv lag also mit diesem Experiment der Beweis für die Möglichkeit einer Autotomie bei Eidechsen vielleicht tatsächlich vor, da in ihm unter Verhältnissen, die einen passiven Schwanzverlust anscheinend absolut nicht gestatteten (Ausschließung des Druckes durch die

Pflasterfesselung, Nachweis, daß die maximale Zugkraft des Tieres zur Verstümmelung nicht ausreichte, durch erfolglose Reizung am Rumpfe und den Extremitäten), da in ihm also unter solchen Verhältnissen dennoch jederzeit eine Ruptur möglich war, sobald nämlich eine direkte Reizung des Schwanzes stattfand (und nicht etwa nur eine mechanische, sondern auch z. B. eine thermische). Aber die Schilderung dieser Versuche durch FREDERICQ und CONTEJEAN ist nicht ganz klar. Beide geben nicht genau an, wo sie das Pflaster befestigten. CONTEJEAN (1890) sagt lediglich: „Des lézards attachés par la queue et excités avec un fer rouge ne rompent le membre qui les retient captifs que lorsqu'on le touche avec la baguette rougie.“ Und FREDERICQ gibt einmal (1888) an, daß er das Pflaster am Schwanzende angebracht habe, 1893 berichtet er über Versuche (oder einen Versuch?), in denen das Pflaster umgekehrt in der Nähe der Schwanzbasis befestigt gewesen sei. Sollte die Befestigung nun im Bereiche der ersten 4 Schwanzwirbel geschehen sein, so würde aber dadurch der betreffende Versuch jeder Beweiskraft beraubt, denn in diesem Bereich findet, wie sich aus meinen Untersuchungen ergeben hat und ich in dieser Arbeit noch ausführlich darlegen werde, weder jemals in der Natur eine Schwanzruptur statt, noch kann sich hier eine Autotomie vollziehen, da, wie wir eben später sehen werden, an den ersten 4—5 Caudalwirbeln die präformierten Bruchstellen fehlen. Da auch CONTEJEAN keine näheren Angaben über Art und Ort der Fesselung macht und überdies mit einem glühenden Stabe am Schwanz reizte, wobei die Mitwirkung eines lokalen Druckes ja nicht völlig auszuschließen ist, kann ich also nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die betreffenden Versuche die Autotomie wenigstens faktisch bewiesen.

Ein anderer Ausfall dieser Versuche aber, die Eventualität, daß die gefesselte Eidechse auch schon bei Reizung am Rumpfe oder an den Extremitäten, bzw. ohne jede besondere Reizung durch Schwanzruptur sich aus der Pflasterfesselung befreien könnte, würde uns vollends vor ein neues Problem stellen. In einem solchen Falle würden wir nicht entscheiden können, ob der bloße Zug der Eidechse oder eine besondere Muskelaktion der maßgebende Faktor gewesen sei, ob das Tier „sich losgerissen“ oder ob es „den Schwanz abgeworfen“ habe, — solange wir die Größe der maximalen Zugkraft des Tieres nicht gemessen hätten. Und nun ist dieser Ausfall des Versuches nicht etwa bloß eine theore-

tische Möglichkeit, sondern von mir, wie ich vorgreifend bemerken will, tatsächlich oft beobachtet worden.

Um auch dieses Versuchsergebnis im Sinne einer Autotomie interpretieren zu können, erscheint eine Methodik notwendig, deren charakteristische Eigentümlichkeit in einer Bestimmung der maximalen Zugkraft der Eidechse liegt, und die, wie ich gleich hier erwähnen kann, mir die Selbstverstümmelungsnatur auch dieser Schwanzrupturen wahrscheinlich gemacht hat.

So ergibt sich die bemerkenswerte Situation, daß mich auch Beobachtungen, die denen CONTEJEAN's und FREDERICQ's gerade entgegengesetzt waren, zu den gleichen Ergebnissen führten, zu denen sie gelangt sind, weil ich mich einer anderen Argumentation und Methodik bediene.

Wie ich nun, wie gesagt, bei dem Fesselungsversuch nach FREDERICQ andere Beobachtungen machen konnte, als anscheinend CONTEJEAN und er sie gemacht haben, indem es öfteren es dem lediglich am Schwanze gefesselten Tiere ohne besondere Reize auf den Schwanz gelang, sich durch dessen Ruptur zu befreien, so scheint es, als ob damit ein Widerspruch zwischen jener Beobachtungen und den meinigen besteht. Tatsächlich braucht das schon deshalb nicht der Fall zu sein, weil ich die genannte Erscheinung nicht in allen, sondern nur in einem Teil der Fälle beobachtete (die allerdings von ausschlaggebender Bedeutung sind) und FREDERICQ und CONTEJEAN ja nicht angeben, wieviel Versuche sie gemacht haben. Aber es ist vor allem auch zu bedenken, daß eben, wie gesagt, FREDERICQ's und CONTEJEAN's Fesselung möglicherweise so weit proximal saß, daß eine Ruptur aus mechanischen Gründen dabei nicht stattfinden konnte, bis durch Reizung am Schwanze selbst ein weiterer Fixpunkt in seinem verstümmelbaren Teil geschaffen und so erst eine Ruptur ermöglicht wurde (was alles im Laufe meiner Darstellung noch besser verständlich werden wird).

Daß eine am Schwanze einfach festgehaltene Eidechse sich durch Bruch desselben befreien kann, hat übrigens auch schon FRENZEL (1891) angegeben; er hatte sich aber offenbar nicht der FREDERICQ'schen Pflasterfesselung bedient, sondern den Schwanz mit den Fingern festgehalten, wobei, wie FREDERICQ (1891) richtig entgegen, es ohne besondere Aufsicht und Übung schwer ist, ein Drücken und eventuelles Zerquetschen des Schwanzes zu vermeiden. Ich muß noch nachtragen, daß FRENZEL in seiner nun mehrfach zitierten Arbeit im Gegensatz zu FREDERICQ der richtigen Problem-

stellung bezüglich der Autotomie sich annähert, ohne sie jedoch mit der nötigen Konsequenz durchgeführt und die Untersuchungen entsprechend gestaltet zu haben. Er sagt (p. 210): „Es gehört, wie wir schon sahen, eine große Kraft dazu, um ein Bein oder einen Schwanz zu zerreißen. Würde nun einfach eine Zugkraft ausgeübt (passive Verstümmelung d. Verf.), so müßte das Tier eine ebenso große Kraft aufwenden¹⁾, eine Kraft, die größer wäre als ein Glied des Beines oder ein Gelenk zu zerreißen. Jeder, der mir aber einen solchen Versuch nachmachen würde, wird mir bezeugen können, daß hierzu eine ganz beträchtliche Kraft erforderlich ist. Einer toten *Iguana* versuchte ich ihren ca. 8 cm dicken Schwanz zu zerreißen, sah aber, daß meine Kraft hierzu kaum ausreichte, und daß es ebenso schwer war, als eins der Beine zu zerreißen. Dennoch aber läßt eine *Iguana* niemals ein festgehaltenes Bein, stets dagegen den Schwanz zurück. Die Zugkraft müßte in dem Falle eine ganz außerordentliche sein und fast einer Menschenkraft gleichkommen. Dagegen widerspricht aber jede Erfahrung; denn hielt ich eine frisch gefangene *Iguana* an einem Hinterbein fest, so zerrte sie zwar gewaltig um zu entkommen, wäre aber kaum imstande gewesen, etwa 10 kg fortzuschleppen.“ An dem Vorgehen FRENZEL's ist nur zu bemängeln, daß er keine quantitativen Untersuchungen machte, daß er nicht untersuchte, welcher Kraft eine *Iguana* das Gleichgewicht halten kann. Immerhin legen FRENZEL's Beobachtungen die Auffassung der Lacertilerschwanzverstümmelung als einer Autotomie sehr nahe. Namentlich seine Bemerkung, daß die festgehaltene *Iguana* niemals ein Bein, stets dagegen den Schwanz zurückläßt, und besonders die folgende Beobachtung, auf die er im ferneren noch hinweist, daß eine am Schwanze festgehaltene Echse mit einer fast spielenden Leichtigkeit entflieht, ohne daß ein irgendwie wahrnehmbarer Ruck ausgeübt würde. Allerdings ist das einerseits eine rein subjektive Beobachtung und andererseits ist, wie schon mehrfach ausgeführt, bei diesem Vorgehen ein Druck auf den Schwanz kaum zu vermeiden. FRENZEL arbeitete eben mit bloßen Beobachtungen, statt mit Experimenten. Die bloße Beobachtung kann aber nur zur Erfassung einfacher und daher eindeutiger Naturerscheinungen genügen. Bei komplexen und daher vieldeutigen Vorgängen, wie es die Schwanzverstümmelung der Lacer-

1) Die Sperrungen in dem Zitat rühren von mir her.

tilier ist, kann nur die Isolation und Variation der Bedingungen, aus denen sich der Bedingungskomplex zusammensetzt, unter dem der Vorgang sich in der Natur abspielt, mit einem Worte das Experiment zu einer richtigen Interpretation verhelfen. Ein derartiges die Autotomie beweisendes Experiment ist von CONTEJEAN (1890) noch bei Eidechsen und von FREDERICQ bei *Anguis fragilis* gemacht worden (1883). Wie diese Forscher durch ihre Fesselungsversuche die aktive Natur bestimmter Schwanzverstümmelungen bei Eidechsen vielleicht objektiv bewiesen haben, ohne aber selbst auf ihren Ergebnissen eine richtige Argumentation aufzubauen, so hat FREDERICQ schon früher einen Versuch mit der Blindschleiche angestellt, der die gleiche Bedeutung hat, von FREDERICQ selbst aber gar nicht so gewürdigt wird. FREDERICQ gründet, wie wir zeigten mit Unrecht, den Autotomiebeweis für *Anguis fragilis* auf die Feststellung, daß der zum Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zug das 25fache ihres Körpergewichtes beträgt. Mehr nebenbei dagegen und überdies mit einer unzutreffenden Interpretation erwähnt er folgenden Versuch, der in Tat und Wahrheit viel beweisender für das Vorkommen einer Selbstverstümmelung bei *Anguis fragilis* ist. Eine mit Daumen und Zeigefinger unweit vom Schwanzende gefaßte und freischwebend gehaltene Blindschleiche befreite sich auf heftiges Drücken der gepackten Stelle oder auf Abtrennen der Schwanzspitze mit einem scharfen Scherenschnitt durch Ruptur des Schwanzes proximal von der gefaßten Stelle, fiel somit zu Boden und entfloh. Wieder aufgenommen und der gleichen Prozedur unterworfen, zeigte sie das Verstümmelungsphänomen von Neuem. Dabei waren jedesmal vor der Ruptur charakteristische Sförmige Krümmungen des Schwanzes zu beobachten, die FREDERICQ treffend als „mouvements de latéralité“ bezeichnet. — Während nun, wenn eine Blindschleiche unter natürlichen Verhältnissen ihren Schwanz verliert, d. h. wenn sie verfolgt in einem Erdloch zu verschwinden sucht und nun an dem noch hervorstehenden Schwanz ergriffen ein Stück von diesem in der Hand des Verfolgers zurückläßt, während in diesem Falle doch ein zweifellos starker Zug des Tieres vorliegt, der uns die Entscheidung zwischen passiver und aktiver Schwanzverstümmelung unmöglich macht, kommt bei dem freischwebenden Tier in dem geschilderten Versuch ein solcher Zug nicht in Betracht, ebenso, soweit Schnittreize angewandt wurden, auch kein lokaler Druck. Die Schwanzverstümmelung konnte demnach hier nur Autotomie sein. Nun lassen sich gegen diese Auffassung verschiedene Einwände erheben, die

aber, wie ich zeigen werde, nicht stichhaltig sind. Einmal kommt ja auch bei dem freischwebenden Tiere der Zug des eigenen Körpergewichtes in Betracht. Da aber durch FREDERICQ gezeigt wurde, daß dieses nur den 25. Teil des zur passiven Ruptur nötigen Zuges bildet, kann das eigene Körpergewicht an sich die Ruptur unmöglich bewirken. Nun aber macht das schwebende Tier auch allerhand Bewegungen, unter anderem zieht es sich oft herauf und läßt sich dann manchmal mit ziemlicher Wucht wieder fallen (dies meine eigene Beobachtung bei Nachprüfung des FREDERICQ'schen Versuches), wodurch der Zug des eigenen Körpergewichtes verstärkt wird. Eine Verstärkung auf das 25fache ist aber wohl nicht anzunehmen; mithin können Zugkräfte für die Ruptur hier nicht verantwortlich gemacht werden. Nun könnte man noch einwenden, daß doch noch eine Druckkraft hinzu kam, indem das Tier zwischen Daumen und Zeigefinger am Schwanze gehalten wurde. Es ist wahr, daß so ein geringer lokaler Druck vorhanden war, er kommt aber bei *Anguis fragilis* kaum in Betracht, da man, wie ich mich überzeugen konnte, hier mit Bewußtsein sehr stark drücken muß, um den Schwanz zu zerquetschen. Immerhin hätte FREDERICQ besser getan, das Tier an einem vermittelt Heftpflaster befestigten Faden aufzuhängen; dann wäre der Versuch exakter gewesen. Ein größerer Fehler war, daß FREDERICQ zur Auslösung der Ruptur auch Quetschreize verwandte; da aber auch Schnittreize sich wirksam erwiesen, so hat dieser Fehler praktisch keine Bedeutung. Wir kommen zu dem Resultate, daß durch den geschilderten Versuch von FREDERICQ die Möglichkeit einer Autotomie bei *Anguis fragilis* objektiv so ziemlich bewiesen wurde. Die subjektive Würdigung dieses Versuches durch FREDERICQ selber ist dagegen weniger einleuchtend, er betont weder die Zug- noch die Druckausschaltung. Da er auch Quetschreize verwandte, hatte er es offenbar auch gar nicht auf diese abgesehen. Er stellt vielmehr darauf ab, daß ohne besondere Reize keine Ruptur erfolgte, während sie auf besondere Reize hin prompt eintrat. Das beweist aber in Wirklichkeit doch gar nichts; einmal könnten besondere Reize verstärkte Bewegungen des Tieres und damit einen verstärkten Zug zur Folge haben und mithin so auch die Ursache einer passiven Verstümmelung werden; andererseits aber würde auch eine Ruptur ohne besondere Reizung nicht gegen Autotomie sprechen, da ja in solchem Falle auch der Zug selber, bzw. der Angstaffekt als Autotomie auslösender Reiz hätte gewirkt haben können.

Einen entsprechenden Versuch hat übrigens CONTEJEAN (1890)

auch mit Eidechsen gemacht. Er hing die Eidechse am Schwanz auf, schnitt das Schwanzende ab und reizte dann an der Wundfläche mit der galvanischen Pinzette, worauf Schwanzruptur erfolgte. Für den Autotomiebeweis als solchen verwertet aber CONTEJEAN diesen Versuch nicht. Er gibt ihn nur wieder zur Schilderung der Technik der elektrischen Reizung.

Nachdem FREDERICQ entschieden zu haben glaubte, daß die Schwanzverstümmelung der Lacertilier eine Autotomie sei, wandte er sich naturgemäß der Frage zu, ob diese unter dem Einfluß des Willens oder als ein Reflex erfolge. Der Weg, den er zur Lösung dieses zweiten Problems beschritt, war teilweise ein unrichtiger. FREDERICQ ging so vor, daß er bei dem in der schon beschriebenen Weise am Schwanz gefesselten Tiere die distal von der Fesselungsstelle gelegene Schwanzpartie durch Kneifen reizte, worauf, wie er angibt, der Schwanz sofort abbrach und zwar nicht etwa proximal von der Fesselungsstelle, sondern distal von ihr unmittelbar vor der Reizstelle. Das Tier erlangte auf diese Weise durch die Autotomie seine Freiheit nicht wieder. Daraus zog FREDERICQ — sehr mit Unrecht — den Schluß, daß die Autotomie ein unwillkürlicher Vorgang sei. „Die Natur“, sagt er, „läßt die Eidechse nicht entscheiden, ob der Schwanz geopfert werden soll oder nicht; es wird durch einen blinden Nervenmechanismus besorgt, jedesmal wenn die Schwanznerven gereizt werden“ (1893). Nun ist aber zunächst zu bedenken, daß für den Fall, daß FREDERICQ tatsächlich im Bereich der nicht verstümmelbaren Zone gefesselt haben sollte (vgl. S. 227), dem Tiere eine Ruptur beim besten Willen überhaupt unmöglich gewesen sein muß, und weiterhin ist es doch gar nicht gesagt, daß wenn der Wille bei dem Vorgang mitspielen würde, dieser auf die Befreiung des Tieres gerichtet sein müßte. Es wäre ja doch sehr gut möglich, daß das Tier nur die Absicht hätte, sich von dem gequälten Körperteil zu befreien, namentlich da in der Natur doch Reizstelle und Fesselungsstelle stets zusammenfallen. Das Versuchsergebnis FREDERICQ's spricht nur eventuell für eine geringe Intelligenz der Eidechse, aber nicht für die Reflexnatur der Autotomie. Ein anderer Versuch, den FREDERICQ machte, trifft das Problem weit besser. Nur findet sich in FREDERICQ's tatsächlichen Angaben ein merkwürdiger Widerspruch, der namentlich unter dem Gesichtspunkt meiner eigenen später zu schildernden Versuchsergebnisse eine besondere Bedeutung hat. In seiner 1888 in den *Travaux du Laboratoire de LÉON FREDERICQ* gegebenen Darstellung der Autotomie teilt

FREDERICQ mit, daß es ihm in einem Falle gelungen sei, bei einer ihrer Großhirnhemisphären beraubten Eidechse die Autotomie zu erzielen. Damit wäre, die Exaktheit der Versuchsdurchführung vorausgesetzt, wenigstens bewiesen, daß die Autotomie rein reflektorisch vor sich gehen kann. Das betreffende Reflexzentrum verlegt FREDERICQ in der genannten Arbeit zwischen Großhirn und Medulla oblongata mit der Begründung, daß nach der Entfernung des ganzen Gehirnes, also nach Dekapitation z. B. die Selbstverstümmelung nicht mehr möglich sei.“ „L'Autotomie ne se produit plus, si l'on enlève tout l'encéphale par décapitation par exemple“ (1888). Zwei Jahre später publizierte im Gegensatz dazu CONTEJEAN (1890) Versuche, nach denen die Autotomie nicht nur nach Dekapitation, sondern sogar fast nach Entfernung des ganzen Rumpfes bis zur Höhe der Hinterbeine noch möglich sei und versetzte demgemäß das Zentrum in das Lumbalmark. Der Widerspruch zu FREDERICQ's Angaben ist augenfällig. Trotzdem hat FREDERICQ 1891 in seiner Polemik gegen FRENZEL, der in der Autotomie keinen reinen Reflexvorgang erblickte, die Angaben CONTEJEAN's ohne weiteres akzeptiert, ohne deren Widerspruch zu seinen eigenen Resultaten irgendwie zu diskutieren. Hier ist ein dunkler Punkt des Autotomieproblems, auf den ich bei der Mitteilung und Diskussion meiner eigenen Versuche noch zurückkommen werde.

Wie eben angedeutet wurde, blieb FREDERICQ's und CONTEJEAN's Auffassung von der Reflexnatur der Autotomie nicht unwidersprochen. In einer 1891 im Archiv für die ges. Physiologie erschienen Arbeit (p. 312—214) behauptete FRENZEL, ohne sich auf eigentliche Experimente zu stützen, mehr aus allgemeinen Erwägungen heraus, es herrsche bei der Autotomie „eine eigentümliche Verquickung von freiem Willen resp. Instinkt und Reflex“ und daß wir bei niederen Tieren an Hand unserer gegenwärtigen Kenntnisse und Hilfsmittel noch gar nicht imstande seien zwischen Wille und Reflex zu unterscheiden (p. 204). FREDERICQ (1891) hat darauf richtig entgegnet und des Näheren ausgeführt, daß Krebstiere mit zerstörten Schlundganglien und geköpfte Heuschrecken sich genau so verhalten, wie hirnlose Frösche, indem alle willkürlichen oder instinktmäßigen Bewegungen bei ihnen für immer aufgehoben, die Reflexe aber noch auszulösen seien¹⁾, und daß, da die Autotomie bei Krabben ohne

1) Ich kann es mir nicht versagen, hier noch die sehr einleuchtende Begründung anzuführen, die F. zu dieser Behauptung gibt: „Eine ge-

Schlundganglien und bei enthirnten Eidechsen noch gelinge, sie bei diesen ein reflektorischer Akt sei.

Wesentlicher sind die Einwände einer wenig bekannten Arbeit K. DAWYDOFF'S aus dem Jahre 1898 in den Travaux de la Société des Naturalistes à St. Pétersbourg, Vol. 29. DAWYDOFF, der seine Beobachtungen in der freien Natur auf einer Reise durch Palästina und Petro-Arabien anstellte, glaubt ebenfalls an eine Beteiligung des Willens bei der Selbstamputation des Lacertilierschwanzes. Er stützt sich dabei auf die folgende Beobachtung: „In einigen Gegenden Palästinas wächst ein stachliges Gebüsch, das am Boden entlang kriecht. Dieses ist so dicht, daß es gar nicht möglich ist, zwischen seinen Ästen einen Finger hindurch zu stecken, ohne diesen an seinen langen, spitzigen Dornen gestochen zu haben. Während der Verfolgung pflegen einige Eidechsen in diese Stachelgebüsche hineinzukriechen, wo sie Rettung vor dem Feinde finden. Sie kriechen in ein so dichtes Geflecht von Dornen und Stacheln, daß sogar die kleinste Eidechse von allen Reizungen erhalten muß. Öfters nachdem ich irgendeine größere Eidechse, z. B. *Eumeces* oder *Mabina* in ein solches Stachelgebüsch hineinverfolgt hatte, trat ich darauf; unter diesen Umständen konnte meine Eidechse nicht ungestochen bleiben, und infolgedessen, wenn der Autotomieakt ein Reflexakt wäre, bedingt bloß durch die Reizung des Schwanzes, hätte dieser unabwendbar abgeworfen werden müssen. Und was geschah? Die Eidechse lief davon mit erhaltenem Schwanz. Nun brauchte ich, nachdem ich sie eingeholt hatte, bloß den Schwanz mit der Hand zu berühren, so brach er sofort mit Leichtigkeit ab. Das gefangene Exemplar, oder wenigstens der in der Hand zurückgebliebene Schwanz wurde betrachtet, und trug immer die Spuren der Verwundung von den Stacheln des Gebüsches; also der Versuch verlief ganz richtig.“ Streng genommen besteht aber zwischen dieser Beobachtung und den Beobachtungen über die Reflexnatur der Autotomie von FREDERICQ und CONTEJEAN gar nicht unbedingt ein Widerspruch, sie ergänzen sich vielmehr. Wenn wir aus den

köpft Heuschrecke (*Stenobothrus*) atmet ruhig fort, behält genau ihre normale Körperhaltung, kehrt sich um, wenn man sie auf den Rücken oder auf die Seite legt, springt wie ein normales Tier davon, wenn man sie anrührt, wirft die Springbeine ab, wenn man diese ankneift usw. Die geköpft Heuschrecke wird aber nie eine willkürliche, spontane Bewegung ausführen und wird auf der Stelle sterben und austrocknen, wo man sie einmal hingesetzt hat.“

Untersuchungen FREDERICQ's und CONTEJEAN's wissen, daß die Autotomie als reiner Reflex verlaufen kann, so zeigt uns die Beobachtung DAWYDOFF's höchstens, daß dieser Reflex, wie viel andere ja auch, unter besonderen Umständen irgendwie gehemmt werden kann, ganz abgesehen davon, daß Stichreize vielleicht überhaupt keinen adäquaten Reiz darstellen. Mehr darf aus dieser Beobachtung nicht gefolgert werden, und wenn DAWYDOFF sagt, im Gebüsch habe die Eidechse, da es unnütz gewesen wäre, darauf verzichtet, die Reizungen mit Autotomie zu beantworten, aber von der Hand des Feindes gefaßt habe sie aus dem Bewußtsein der unabwendbaren Gefahr heraus ihren autotomischen Muskelapparat bewußt in Tätigkeit gesetzt, so ist jedenfalls die letztere Behauptung durchaus unbegründet; höchstens könnte man noch an eine willkürliche Reflexhemmung im Gebüsch denken; deren Unterbleiben ist aber doch keinesfalls ein Willensakt. Das Wahrscheinlichste ist wohl, daß bei der in das Stachelgebüsch gehetzten Eidechse eine Shockwirkung oder irgendein Refraktärzustand den Autotomiereflex aufhob.

Bezüglich der Auslösung des Autotomiereflexes bei den Eidechsen hatte FREDERICQ angegeben, daß die Autotomie eintrete, „jedesmal, wenn die Schwanznerven gereizt werden“. Daß auch andere Einflüsse und Reize die Schwanzamputation bei den Lacertilern hervorrufen können, ist FREDERICQ nicht bekannt gewesen. Erst DAWYDOFF (l. c.) hat darüber ausführliche Beobachtungen publiziert, auf die wir gleich näher eingehen wollen. Aber bereits RANKIN (l. c., p. 110), den wir schon einmal erwähnten, macht eine sonderbare Bemerkung, die in dieser Richtung gedeutet werden muß. Er sagt von der Blindschleiche „If violently seized by the body, the tail is, nevertheless, the part thrown off“. DAWYDOFF gibt nun an, daß man das Abwerfen des Schwanzes bei Eidechsen zuweilen nach einem starken Stich in den Kopf, Hals oder Rücken, nach einem heftigen Druck auf den Körper, überhaupt auf einen heftigen Schmerz hin, beobachten könne. Ja er ist sogar „buchstäblich überzeugt, daß in anderen Fällen die Eidechse durch das Bewußtsein der nahen Gefahr so aufgeregt wird, daß sie, ohne die Berührung am Schwanz abzuwarten, ihn bei Annäherung der Hand des Feindes u. dgl. abwirft“¹⁾. Er glaubt, solche Fälle selbst beobachtet zu haben, kann sich aber doch nicht mit Sicherheit für

1) Von mir gesperrt.

sie verbürgen. „Es versteht sich von selbst“, schließt er, „daß, wenn bloß die letzte Beobachtung der Wirklichkeit entspricht, die Theorie des Reflexes im Autotomieproblem unbedingt wird ersetzt werden müssen durch die Anerkennung der Willkürlichkeit dieses Aktes parallel mit der Äußerung der Reflexwirkung in anderen Fällen.“ Das ist nun aber offenbar ein Irrtum; denn Reflexe erfolgen nicht nur auf lokale Reize, sie können auch durch psychische Vorgänge ausgelöst werden. Derartige „psychogene Reflexe“, deren anatomisches Substrat in einer Verbindung zwischen den Empfindungsbezirken der Großhirnrinde und den Reflexzentren zu suchen ist, sind uns am menschlichen Körper gut bekannt. Ebenso könnten Schmerz und Schreck auch bei der Eidechse reflexauslösende Wirkung haben. Die immer vorhandene Möglichkeit eines derartigen psychogenen Reflexes kann die Deutung gewisser Versuche unmöglich machen, was sich im folgenden Abschnitt meiner Arbeit noch zeigen wird.

DAWYDOFF's Beobachtung hätte aber, wenn sie authentisch wäre, noch eine andere, viel größere Bedeutung. Sie würde nämlich den Schwanzverlust der Eidechsen unter diejenigen Verstümmelungsvorgänge einzureihen erlauben, die als eindeutige durch bloße Beobachtung richtig erfaßt werden können, wie z. B. die Verstümmelungsvorgänge bei Crustaceen, Asteroiden und Lumbriciden, die sich gelegentlich so gestalten, daß die Verstümmelung ganz von selbst stattfindet, ohne daß man den betreffenden Körperteil irgendwie zu packen oder festzuhalten braucht, also zweifellos eine Selbstverstümmelung ist, die durch keine Experimente mehr verifiziert zu werden braucht! Aber solange die Vermutung DAWYDOFF's nicht sicher bestätigt ist, ist die experimentelle Erforschung des Autotomieproblems bei den Lacertiliern unerlässlich.

Die Auffassung der Schwanzverstümmelung bei den Lacertiliern als einer Autotomie führte FREDERICQ, FRENZEL und FAUSSEK dazu, im Gegensatz zu der naheliegenden Annahme einer besonderen Brüchigkeit des Lacertilierschwanzes eine solche offenbar zu bestreiten. Sie stützten sich dabei einmal auf FREDERICQ's Untersuchungen über die Zerreißbarkeit des Blindschleichenschwanzes und FRENZEL's entsprechende Beobachtungen an Tupinambis, vor allem aber lag dieser Auffassung wohl die Vorstellung zugrunde, daß zwischen besonderer Brüchigkeit einerseits und Selbstverstümmelungsvermögen andererseits eine Alternative bestehe. Nun beweisen die erwähnten qualitativen Untersuchungen FRENZEL's und selbst die quantitativen Er-

mittelungen wenig, da sie nur absolute Werte und keine Vergleichswerte von nicht autotomierenden Echsen liefern, abgesehen davon, daß diese Forscher nur die Beanspruchung auf Zug untersuchten; die unausgesprochene Anschauung aber, daß das Vermögen der Autotomie eine besondere Brüchigkeit des betreffenden Körperteiles ausschließe, ist unbegründet, da im Gegenteil eine besondere Brüchigkeit die Autotomie sehr erleichtern muß. Diese Meinung spricht auch DAWYDOFF aus, der auch schon den richtigen Gedanken hatte, einen Vergleich zwischen der relativen Festigkeit des Schwanzes autotomierender und nicht autotomierender Echsen anzustellen; es ergab sich denn auch, „daß nur bei denjenigen Formen, welche überhaupt nicht autotomieren, die Schwänze bei den toten Tieren mit ungeheuer großer Mühe abreißen“. Leider hat DAWYDOFF diese Versuche nicht quantitativ ausgestattet. Bei den Lacertiliern, worauf ich bereits hinwies, wie bei vielen anderen autotomierenden Tieren, finden sich an den betreffenden Körperteilen präformierte Bruchstellen, in deren Bereich die Autotomie erfolgt.

In engem Zusammenhang mit dem Problem der relativen Brüchigkeit von der Autotomie unterliegenden Körperteilen steht auch die Frage, ob diese präformierten Bruchstellen mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug zusammenfallen, d. h. ob bei entsprechender passiver Verstümmelung (am toten Tier) der Bruch ebenfalls an diesen präformierten Stellen erfolgt. Bei Heuschrecken und Krabben ist das nach Untersuchungen FREDERICQ's und FRENZEL's an toten, ja sogar nur an matten Tieren in der Regel nicht der Fall, ein Resultat, das hier die Eigenartigkeit des natürlichen Verstümmelungsprozesses im Leben eben als einer Autotomie noch augenfälliger macht. Bei den Lacertiliern ist dieser Punkt bisher nicht untersucht worden; ich habe es als meine Aufgabe betrachtet, diese Lücke auszufüllen.

Für die Aufklärung der Mechanik der Selbstamputation des Schwanzes ist von Bedeutung, ob diese auch an einem frei flottierenden Schwanz stattfinden kann. Die bisherigen Angaben darüber sind nicht ganz klar und scheinen sich manchmal zu widersprechen. FREDERICQ sah, wenn er bei seinem Fesselungsversuch distal von der Fesselungsstelle den Schwanz reizte, die Ruptur dicht oberhalb der Reizstelle, aber noch distal von der Fesselungsstelle eintreten, also scheinbar im Bereiche des frei flottierenden Schwanzendes. Er reizte aber durch Kneifen und schuf dadurch doch auch im Bereich der distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzpartie

einen Fixpunkt. Unter diesem Gesichtspunkt löst sich auch der sonst scheinbar vorhandene Widerspruch dieser Angabe zu der Mitteilung CONTEJEAN's, daß man den Schwanz einer Eidechse (thermisch!) reizen könne, ohne seinen Bruch zu bewirken, sofern man ihm volle Bewegungsfreiheit läßt: „On peut aussi, avec un chalumeau, brûler la queue d'un Lézard sans la faire tomber, si cet organe est laissé libre de tout mouvement“ (1890). Eher läßt sich diese Angabe mit derjenigen FRENZEL's (1891) nicht vereinigen, daß man mitunter einer Eidechse einen Teil des Schwanzes zerquetschen könne, ohne daß er beim Festhalten immer sofort abfalle, und daß die davon gelaufene Echse später ganz von sich aus (also bei frei flottierendem Schwanz) das verletzte Ende abwerfe. Allerdings glaube ich, ist auch das nur ein scheinbarer Widerspruch; es handelt sich in diesem Falle nämlich wohl kaum um ein Abwerfen, um eine Autotomie, sondern doch wohl nur um ein einfaches passives Abfallen des abgequetschten Schwanzendes. Unvereinbar mit der Angabe CONTEJEAN's wäre nur die Authentizität der Beobachtungen DAWYDOFF's über den psychogenen Autotomiereflex, die aber nicht präzise genug und bisher unbestätigt sind.

Mit dem Problem der relativen Brüchigkeit des Lacertilierschwanzes hängt auch eine Frage zusammen, die bisher noch gar nicht aufgeworfen wurde. Ist nämlich, den Beweis, daß eine Echsenfamilie der Autotomie fähig ist, vorausgesetzt, auch ihr Schwanzverlust in der Natur immer faktisch eine Autotomie? Wenn FAUSSEK (1900) nach Schilderung der Schwanzverstümmelung einer von einer Katze angegriffenen Eidechse sagt: „Dabei glaubt der Zuschauer gewöhnlich, die Katze habe mit ihren Krallen und Zähnen den Eidechsenschwanz abgerissen. In Wirklichkeit ist es aber ganz anders. Es ist nicht die Katze, welche der Eidechse den Schwanz nimmt, sondern diese selbst ist es, welche ein Stück ihres Schwanzes abbricht . . .“, so ist das eine voreilige Behauptung. Von den schweren Mängeln der zu seiner Zeit bestehenden Beweisführung für die Lacertilierautotomie schon ganz abgesehen, war doch im besten Falle nur bewiesen, daß die Echsen autotomieren können, nicht aber daß jeder Schwanzverlust bei ihnen, bei jeder Echsenart und namentlich der Schwanzverlust in der Natur immer eine Autotomie ist. Ich habe Versuche angestellt, die gestatten, dieser Frage näherzutreten. Es wird im folgenden Abschnitt davon noch die Rede sein.

Es ist hier der Ort, darauf hinzuweisen, daß auch die gelungenen Versuche von FREDERICQ und CONTEJEAN über Autotomie an des

Großhirns beraubten Eidechsen nur beweisen, daß die Selbstverstümmelung bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen kann, nicht aber auch, daß jeder Fall von Autotomie bei ihnen auch reflektorisch sein muß. Man hat sich das bisher nie klar gemacht. Es gibt aber doch sicher Muskelaktionen, die sowohl reflektorisch, wie willkürlich ausgeführt werden können, und es ist grundsätzlich durchaus möglich, daß auch die Autotomie der Lacertilier hierher gehört.

Daß bei der Schwanzverstümmelung der Lacertilier der Bruch immer inmitten eines Wirbels erfolgt, scheint noch nicht allzu lange bekannt zu sein. Jedenfalls gibt 1834 GACHET, dem die anatomischen Eigentümlichkeiten des Regenerates bereits wohl bekannt sind, noch an, daß dieses sich an den Gelenkknorpel des letzten Wirbels des normalen Schwanzabschnittes ansetze. Erst HYRTL (1853) und später H. MÜLLER (1864) haben hier offenbar zuerst die wirkliche Sachlage erkannt.

Daß bei dem Bruch des Schwanzes die Muskeln immer an dem Übergang in ihre Sehnen zerreißen und niemals ein Zerreißen der Muskelfasern selbst stattfindet, teilt FREDERICQ 1886 mit. Demgemäß stehen am abgebrochenen Schwanzstück die Muskeln reusenförmig hervor (DAVENPORT HOOKER, 1910).

Das Amputat zeigt unmittelbar und eine kurze Zeit nach dem Verstümmelungsakt heftige Bewegungen, wie man jedenfalls schon lange weiß. 1817 finden wir eine entsprechende Angabe von Bosc, und alle neueren Darstellungen der Schwanzverstümmelung bei Lacertiliern tun dieses Phänomenes besondere Erwähnung. 1883 gibt FREDERICQ an, daß nach Zerstörung des Rückenmarkes im Amputat die automatischen Bewegungen sofort aufhören. Zur Erklärung des ganzen Phänomens findet sich in der Literatur nur wenig. FRAISSE (1885) hält die Bewegungen in der Hauptsache für Reflexbewegungen, ohne aber eine Begründung dafür zu geben. Meine Anschauung über dieses Problem werde ich im folgenden Abschnitt darlegen.

Daß auch amputierte Regenerate die automatischen Bewegungen machen, sofern ihnen noch ein kleines Stück des normalen Schwanzabschnittes anhängt, beschrieb 1864 H. MÜLLER. Seine Beobachtung ist seither oft bestätigt worden. Wiederum versucht FRAISSE eine Erklärung. Im regenerierten Schwanz finden sich keine Spinalganglien; solche birgt jedoch das noch anhängende Stück normalen Schwanzes. Diese letzten Spinalganglien aber hält FRAISSE für die

„Centren der automatischen Bewegungen“. Eine einleuchtende Begründung muß man auch hier vermissen.

An isolierten Regeneraten konnte H. MÜLLER mit einer einzigen Ausnahme keine Bewegungen mehr entdecken. Im Gegensatz dazu konstatierte in neuerer Zeit DAVENPORT HOOKER (1912) auch an solchen Amputaten noch Bewegungen, allerdings nur ein leises Vibrieren. Eine Erklärung gibt er nicht. Wir werden im folgenden Abschnitt auf das ganze Problem noch einmal zurückzukommen haben.

Über die Verstümmelungsvorgänge an Lacertiliern mit regenerierten Schwänzen liegen bisher nur ungenügende Beobachtungen und recht unklare Darlegungen vor. DAWYDOFF (1898) gibt an, der neue Schwanz sei mechanisch weniger brechbar und autotomiere schwächer als der alte. Er autotomiert aber, wie ich doch auch an dieser Stelle schon sagen muß, in Wirklichkeit gar nicht. Im Bereich des normalen Schwanzabschnittes kann aber auch ein Tier mit Regenerat noch glatt autotomieren, was angesichts der anatomischen Verhältnisse ganz natürlich ist, und in diesem Falle, d. h. insoweit Autotomie überhaupt stattfindet, ist sie auch keineswegs schwächer. Die genannte Angabe DAWYDOFF's ist daher nicht recht verständlich. Das gleiche gilt von den Ausführungen RIGGENBACH's (1902) über diesen Punkt: „... es mag somit fraglich erscheinen, ob ein regenerierter Schwanz überhaupt noch verstümmelt werden kann. Jedenfalls kommt eine zweite Selbstverstümmelung selten vor. Sie ist dann wohl nur deshalb möglich, weil der Ersatzstrang sehr brüchig ist.“ Unzutreffend und auch unklar erscheint mir auch die Angabe E. MÜLLER's (1896): „Außerdem funktioniert die Einrichtung nur ein Mal, denn den nachgewachsenen Schwanz kann die Eidechse nicht mehr abstoßen.“

Die Verstümmelungsvorgänge am Lacertilierschwanz stehen in enger Beziehung zum Allgemeinzustand, zur ganzen Vitalität der Tiere. Daß geschwächte Individuen des Schwanzverlustes nicht fähig sind, betont zuerst CONTEJEAN; in seiner nun mehrfach zitierten Arbeit legt DAWYDOFF diese Verhältnisse ausführlich dar: Die Tag-eidechsen *Lacerta*, *Ophiops*, *Eremias*, *Acanthodactylus* u. a. autotomieren während des Tages kräftig, gegen Abend nimmt dies Vermögen ab, um schließlich während der Nacht häufig ganz zu erlöschen. Gerade umgekehrt verhalten sich Geckos mit nächtlicher Lebensweise. Ein und dieselbe Eidechsenart autotomiert in den nördlichsten Gegenden ihres Verbreitungsgebietes erheblich schwächer,

als in den südlichsten, sofern das Verbreitungsgebiet ausgedehnt genug ist. DAWYDOFF konstatierte das bei *Lacerta agilis*, die einerseits im Norden Rußlands, andererseits noch in Syrien vorkommt. Nicht nur die horizontale, auch die vertikale Verbreitung einer Lacertilierart ist nach DAWYDOFF von Bedeutung für ihr Selbstamputationsvermögen. Bergbewohnende *Gongyllus ocellatus* autotomieren unvergleichlich schwächer, als die die heißen Täler bewohnenden Vertreter derselben Art. Dasselbe konstatierte er auch an *Lacerta muralis*. Er knüpft an diese Beobachtung noch eine Betrachtung, die mir irrig erscheint. *Lacerta muralis* sei, so führt er aus, vor verhältnismäßig kurzer Zeit aus den kühlen Gebirgsgegenden Syriens in das heiße Jordantal übergesiedelt, und doch habe diese kurze Zeit schon genügt, um einen Einfluß auf den Grad ihres Selbstverstümmelungsvermögens auszuüben. Es hängt aber doch, meine ich, dieses einfach von der jeweiligen Temperatur der Umgebung ab, sodaß an ein und demselben Orte die Stärke der Verstümmelungsphänomene mit der Jahreszeit wechselt. Die Mauereidechse des Jordantales dürfte doch wohl ins Gebirge gebracht, jederzeit ebenso schwache Verstümmelungsphänomene aufweisen, wie eine dort einheimische und umgekehrt.

Es sei mir nun noch gestattet, am Schluß dieses historisch-kritischen Abschnittes eine Gruppe von Verstümmelungsvorgängen in den Kreis der Besprechung zu ziehen, die zwar nicht die Lacertilier betrifft, aber so viel grundsätzliches Interesse bietet, daß sie verdient, hier erörtert zu werden. Es handelt sich um Verstümmelungsprozesse am Schwanz gewisser Mäuse, die zum Teil denen am Lacertilerschwanz außerordentlich ähnlich sind und deren bisherige Behandlung in der Literatur teilweise die herrschende unzulängliche Methodik auf diesem Gebiete deutlich kennzeichnet. Wir erwähnten bereits den Fall der Haselmaus, die am Schwanz gepackt uns oft ein Stück der Schwanzhaut zurückläßt und verwarfen FRENZEL'S auf keinerlei Untersuchungen gegründete Auffassung dieses Vorganges als Autotomie. In der Tat haben die Untersuchungen von CUÉNOT (1907) und HENNEBERG (1910) über diese Erscheinung, die auch noch bei vielen anderen Mäusegattungen vorkommt, eher das Gegenteil wahrscheinlich gemacht, indem es sich vermutlich um rein passives Zerreißen der Schwanzhaut handelt. Das wird von beiden Autoren ausdrücklich betont. Aber sie benennen den Vorgang dennoch Autotomie. HENNEBERG ist sich dieses Widerspruches auch bewußt: „Danach könnte man zweifeln, ob man

hier überhaupt von Autotomie sprechen darf . . . Ergreift man ein laufendes Pferd, um es festzuhalten, am Schwanz und reißt hierbei ein Bündel Haare aus, so wird niemand diesen Vorgang als Autotomie bezeichnen. Bei der Waldmaus aber erfolgt der geschilderte Mechanismus unter solchen äußeren Bedingungen und so prompt, daß man ohne weiteres geneigt ist, ihn mit der Autotomie der niederen Tiere zu vergleichen. Nennt man also den geschilderten Vorgang bei der Waldmaus und bei den weiter unten erwähnten Nagern Autotomie, wie dies hier, da einmal diese Bezeichnung für jene eingeführt ist, geschehen soll, so muß man sich des Unterschiedes, der zwischen dieser Erscheinung bei den Säugern und bei den niederen Tieren besteht, durchaus bewußt sein.“ Ich meine, diese Auffassung ist nicht die richtige. Die wahllose Anwendung der Bezeichnung Autotomie auf alle möglichen Verstümmelungsvorgänge ist durch nichts, auch nicht durch eine falsche Tradition zu rechtfertigen; sie muß unbedingt zur Begriffsverwirrung auf diesem Gebiete führen. Wie begründet nun aber HENNEBERG seine Auffassung der Mäuseschwanzverstümmelung als eines passiven Vorganges, „der lediglich durch den Zug erfolgt, dem die Schwanzhaut ausgesetzt wird“? Das auf einer glatten Unterlage laufende Tier weist am Schwanze gepackt das Verstümmelungsphänomen nicht auf, während dies wohl der Fall ist, wenn man das Tier auf eine raue Unterlage setzt. Meines Erachtens spricht das nicht unbedingt gegen Autotomie, denn es könnte auch für ein Abwerfen der Schwanzhaut ein fester Stützpunkt notwendig sein. Noch schwieriger gestaltet sich die Interpretation der folgenden Ergebnisse HENNEBERG's, wenn er selbst auch meint, daß sie die passive Natur des Vorgangs auf einfache Weise bezeugen. Bei frei am Schwanze schwebend gehaltenen Waldmäusen konnte HENNEBERG in der Regel keine Zerreißung der Schwanzhaut konstatieren, in einigen Fällen ereignete sie sich aber doch, nämlich dann, wenn das Tier sich besonders heftig hin und her schleuderte. Es liegt hier nahe, einen Vergleich mit dem auf Seite 10—11 geschilderten und diskutierten Versuch FREDERICQ's an *Anguis fragilis* anzustellen. Daß das frei in der Luft schwebende Tier nicht gut einen Zug auf den Schwanz ausüben kann, gilt für die Maus, wie für die Blindschleiche. Immerhin ist natürlich auch hier insofern ein Zug vorhanden, als das eigene Körpergewicht des Tieres einen solchen ausübt. Aber wenn dieser Zug genügen würde, müßte die Verstümmelung auch bei dem entsprechend aufgehängten toten Tier sich ereignen, was bei Blind-

schleichen ebenso wenig der Fall ist, wie HENNEBERG es bei seinen Waldmäusen beobachten konnte. Daß der Zug des eigenen Körpergewichtes nicht genügen kann, um die Zerreißung zu bewirken, geht auch schon daraus hervor, daß der zur Zerreißung notwendige am toten Tiere ermittelte Zug das Körpergewicht weit übertrifft. Er beträgt bei der Blindschleiche das 25fache, wie FREDERICQ ermittelte, bei den Waldmäusen nach den Angaben HENNEBERG's mindestens das 2,5fache und durchschnittlich das 10fache. Wenn es auch nicht leicht verständlich ist, wie das Hin- und Herschleudern des Körpers ein rein passives Zerreißen der Schwanzhaut hätte bewirken können, nachdem doch bei diesen Tieren das Körpergewicht 2,5mal bis über 10mal so klein ist, als der zum Zerreißen der Schwanzhaut erforderliche Zug, so wird man da schon annehmen müssen, daß bei diesen sicher sehr komplizierten Bewegungen der Maus außer dem einfachen Zug des Körpergewichtes auch noch andere mechanische Faktoren mitspielten, die es gestatten würden, den Vorgang dennoch als rein passive Verstümmelung aufzufassen. Auf solche Faktoren habe ich bei Besprechung des FREDERICQ'schen Versuches an *Anguis fragilis* schon hingewiesen. Dort aber spielen diese Faktoren keine entscheidende Rolle, während sie das hier offenbar tun. Es kommt noch hinzu, daß bei der frei schwebenden Blindschleiche der Schwanzruptur charakteristische Krümmungsbewegungen des Schwanzes, die „mouvements de latéralité“ FREDERICQ's vorhergehen, wie ich sie, was ich vorgreifend bemerken will, für die Fälle von zweifellos echter Autotomie bei Eidechsen bezeichnend gefunden habe, während bei den Waldmäusen ein Hin- und Herschleudern des ganzen Körpers zur Verstümmelung führt.

Näher kann ich auf diesen Punkt im Rahmen dieser Ausführungen nicht eingehen.¹⁾

Außer den genannten, wie wir sahen, nicht ganz eindeutigen Beweisen für die passive Natur der Schwanzverstümmelung bei Mäusen führt HENNEBERG für seine Auffassung einen Versuch an, der mir als das experimentum crucis erscheint. HENNEBERG ermittelte nämlich, daß die Waldmaus einem Zuge von 230—280 g Widerstand leisten kann, während die Schwanzhaut bereits bei einem Zuge von 80—170 g Belastung reißt. Danach ist der bloße

1) Daß CUÉNOT hier zu ganz anderen Ergebnissen kommt, als HENNEBERG, trägt dazu bei, die Sache noch weiter zu komplizieren.

Zug des am Schwanze gepackten Tieres, das sich bemüht freizukommen, genügend, um die Verstümmelung der Schwanzhaut herbeizuführen. Durch diesen Teil ihrer Beweisführung erhält die Arbeit von HENNEBERG in methodischer Hinsicht grundlegende Bedeutung. Die Technik allerdings war meiner Ansicht nach nicht richtig, da HENNEBERG die Mäuse zur Ermittlung ihrer maximalen Zugkraft in eine Drahtspirale setzte, sie aber doch so unter unnatürliche Verhältnisse brachte und sicherlich viel zu hohe Werte erhielt.

Bei einem Teil meiner im folgenden Abschnitt zu schildernden Untersuchungen an Eidechsen habe ich, wenn auch in der Technik verbessert, so doch im Prinzip die gleiche Methodik, wie HENNEBERG hier verwandt, von der ich überzeugt bin, daß sie für derartige Experimente grundsätzlich die angemessenste ist und in allen entsprechenden Fällen daher auch praktisch versucht werden muß.

Die neueste Arbeit über angebliche Autotomie bei Säugern: „Autotomy of the tail in Rodents“ von B. SUMNER und H. H. COLLINS (1918) bringt ein namentlich im Hinblick auf die Verstümmelungsvorgänge bei Lacertiliern hochinteressantes Tatsachenmaterial, das aber keiner experimentellen Analyse unterworfen ist.

Von SUMNER und COLLINS untersuchte kalifornische Taschenmäuse (*Perognathus*) weisen ein Verstümmelungsphänomen auf, das weit über das bisher bei Mäusen bekannte hinausgeht, indem sie am Schwanze gepackt nicht bloß ein Stück der Schwanzhaut einbüßen, sondern dem Angreifer, gerade wie eine Eidechse, ein Stück kompletten Schwanzes zurücklassen. Dabei erfolgt die Ruptur, ganz entsprechend, stets inmitten eines Schwanzwirbels und „kann der Schwanz anscheinend an jedem Punkte seiner Länge abgebrochen werden“. Ferner erwiesen sich nicht alle untersuchten Individuen der Verstümmelung fähig, bei solchen, die durch lange Gefangenschaft geschwächt waren, blieb sie aus. „Jedoch, wenn der Vorgang überhaupt eintritt, geht er so plötzlich vor sich, daß man sich verwundert fragt, wie es geschehen konnte.“ Immerhin konnte in mehreren Fällen der Vorgang doch genauer beobachtet werden, und zwar nahm man vor der Ruptur in einigen Fällen wirbelnde Bewegungen des ganzen Körpers, in anderen solche des Schwanzes wahr; es gab aber auch andere, in welchen das Abbrechen durch plötzlichen Sprung erfolgte. Durch solche Vielgestaltigkeit des Verstümmelungsvorganges scheint mir die Schwanzverstümmelung dieser Mäuse noch verwickeltere Probleme zu bieten, als die Verstümmelungsprozesse am Lacertilierschwanz. An den kalifornischen Mäusen ein-

gehende experimentelle Untersuchungen vorzunehmen auf Grund einer Problemstellung und Methodik, wie ich sie im folgenden Abschnitt entwickeln werde, erscheint mir zurzeit als eine der wichtigsten Aufgaben der Autotomieforschung.

Es sei mir nunmehr gestattet, die in diesem Abschnitt entwickelten wesentlichsten Anschauungen noch kurz zusammenfassen.

1. Die in der Natur so häufige Schwanzverstümmelung der Lacertilier wurde bis gegen das Ende des vorigen Jahrhunderts im allgemeinen ohne eigentliche Begründung als passiver Vorgang aufgefaßt. Das Jahr 1883 brachte hier einen völligen Umschwung, indem zu diesem Zeitpunkt die systematischen Untersuchungen FREDERICQ's begannen, die ihn zur Auffassung der Lacertilierschwanzverstümmelung als einer Autotomie führten.

2. Die Definition des Begriffes Autotomie und seine Verwendung durch FREDERICQ sind zu beanstanden; sofern bei einer Verstümmelung eine Muskeltätigkeit des Tieres erfolgt, muß sie, damit man von Autotomie sprechen darf, besonders geartet sein und sich an dem zu verstümmelnden Körperteil selbst abspielen; dieser muß wirklich „abgeworfen“ werden. Fälle, wie der Schwanzfederverlust wilder Vögel, die am Schwanze gepackt, heftig zerren, um zu entkommen und ähnliche sind daher von FREDERICQ und anderen mit Unrecht der Autotomie zugerechnet worden. Ferner darf nicht, wie das bei FREDERICQ geschieht, der Begriff Autotomie etwas über die Willkürlichkeit oder Reflexnatur des Vorgangs präjudizieren.

3. Die von FREDERICQ ermittelte Tatsache, daß bei der Blindschleiche zum passiven Zerreißen des Schwanzes das 25fache ihres Körpergewichtes notwendig ist, beweist für die aktive Natur ihrer Schwanzverstümmelung unter natürlichen Verhältnissen nichts, da man die maximale Zugkraft der lebenden Blindschleiche kennen müßte, um sie mit dem obigen Werte vergleichen zu können, während das Körpergewicht hier vollkommen irrelevant ist.

4. Dagegen hat für die Deutung eines anderen Versuches von FREDERICQ an *Anguis fragilis* die Kenntnis des Körpergewichtes eine große Bedeutung: wenn eine frei am Schwanz schwebend gehaltene Blindschleiche nach Reizung der Schwanzspitze unter Schwanzruptur zu Boden fällt, so kann infolge seiner relativen Kleinheit der Zug des eigenen Körpergewichtes nicht die Ursache gewesen sein. Da an einen heftigen Muskelzug des Tieres in dieser Lage kaum zu denken ist, darf man den Vorgang wohl als Autotomie deuten. FREDERICQ selbst aber hat diesen Versuch gar nicht in dieser Weise ver-

wertet. Einen ähnlichen Versuch, aber gleichfalls ohne ihn für den Autotomiebeweis zu verwerten, hat CONTEJEAN an Eidechsen gemacht.

5. Die Feststellung FRENZEL's, daß einer toten *Iguana* der Schwanz sich nur „sehr schwer“ ausreißen läßt, beweist für die aktive Natur ihres Schwanzverlustes unter natürlichen Verhältnissen grundsätzlich nichts, einmal schon weil sie nicht quantitativ ist, vor allem aber wiederum, weil ein Vergleich mit der maximalen Zugkraft des Tieres fehlt und endlich, weil unter natürlichen Bedingungen noch ein lokaler Druck des Angreifers auf den Schwanz hinzukommt.

6. Dieser Druck muß bei Experimenten über Autotomie ausgeschaltet werden. Eine derartige Versuchsanordnung schuf FREDERICQ mit seiner Pflasterfesselung, allerdings in etwas anderer Absicht. Beweisend für Autotomie waren aber die in dieser Versuchsanordnung von FREDERICQ und CONTEJEAN gemachten von ihnen jedoch nicht klar beschriebenen Versuche möglicherweise im Hinblick darauf, daß in ihnen auf Reizung am Schwanze selbst die Verstümmelung sofort eintrat, während sie auch bei den stärksten Reizungen am Rumpfe oder an den Extremitäten ausblieb, wobei doch auch das Tier zweifellos seinen stärksten Zug ausgeübt hatte. In den Fällen aber, für welche diese letztere Prämisse nicht zutrifft — und solche Fälle haben sich in meinen noch zu schildernden Versuchen tatsächlich ereignet — kann demnach auch jener Beweis für die Autotomie nicht gelten.

Um auch dieses Versuchsergebnis im Sinne einer Autotomie interpretieren zu können, muß eine andere Methodik versucht werden.

7. Durch CONTEJEAN und FREDERICQ ist also mit ihren Fesselungsversuchen eine Autotomie bei Eidechsen vielleicht gar nicht, jedenfalls aber nur im Rahmen ihrer Beobachtungen, und überdies allein objektiv bewiesen worden, denn ausgesprochen finden wir bei FREDERICQ und CONTEJEAN die betreffende Argumentation ebenso wenig, wie in dem Hängeversuche FREDERICQ's mit *Anguis fragilis*, und wie bei CONTEJEAN in dem entsprechenden Versuche mit *Lacerta*.

8. Im Gegensatz dazu sprechen sowohl subjektiv, wie objektiv zwei Beobachtungen FRENZEL's für die Möglichkeit einer Autotomie bei Eidechsen: Wie er angibt, läßt eine am Schwanze gepackte *Iguana* uns ein Stück von diesem zurück, „ohne daß ein irgendwie wahrnehmbarer Ruck ausgeübt würde“ und obwohl einer toten *Iguana* der Schwanz so schwer auszureißen ist, wie ein Bein,

läßt sie gepackt doch nie ein solches, wohl aber stets den Schwanz zurück. Diese Beobachtungen sind zwar nicht exakt genug (nicht quantitativ ausgebaut), lassen aber dennoch das Vorkommen einer Autotomie bei Eidechsen als sehr wahrscheinlich annehmen.

9. Für das Vorkommen einer Selbstverstümmelung bei Lacertiliern objektiv sprechende Tatsachen lagen bis heute wohl vor — wieviel und welcher Art läßt sich auf Grund der Angaben der Autoren nicht mit Bestimmtheit sagen —, was aber auf jeden Fall fehlte, ist der logisch einwandfreie Beweis, der sich auf diese Tatsachen gründet. Abgesehen davon war für neue Tatsachen noch eine neue Methodik zu schaffen.

10. Dem Autotomieproblem als solchem logisch untergeordnet ist die Frage der Willkür — oder Reflexnatur der Autotomie.

FREDERICQ entschied sich für die Auffassung der Lacertilierautotomie als eines Reflexvorganges. Reizte er im Fesselungsversuch den Schwanz distal von der Fesselungsstelle, so erfolgte die Ruptur auch noch distal von der Fesselungsstelle, so daß dabei das Tier seine Freiheit nicht wiedererlangte. Daraus zog FREDERICQ mit Unrecht den Schluß auf die Unwillkürlichkeit der Autotomie, denn wir wissen ja nicht, auf welches Ziel in diesem Falle der Wille des Tieres, wenn er im Spiele ist, sich richten mag. Das Versuchsergebnis spricht nur eventuell für eine geringe Intelligenz der Eidechse, aber nicht für die Reflexnatur der Autotomie.

11. Dagegen beweist ein anderer Versuch von FREDERICQ offenbar, daß die Schwanzamputation bei den Lacertiliern als reiner Reflex vor sich gehen kann. Eine der Großhirnhemisphären beraubte Eidechse erwies sich nämlich noch als schwanzverstümmelungsfähig.

12. Prinzipiell zu dem gleichen Ergebnis kommt CONTEJEAN, es besteht aber bezüglich der näheren Angaben ein merkwürdiger Widerspruch zwischen ihm und den ursprünglichen Mitteilungen FREDERICQ's; während dieser noch 1888 ausdrücklich betonte, daß nach Dekapitation das Verstümmelungsphänomen nicht mehr auszulösen sei, das Reflexzentrum demgemäß im Hirnstamm liegen müsse, gibt CONTEJEAN 1890 an, daß die Autotomie noch nach Entfernung fast des ganzen Rumpfes möglich sei und verlegt das Zentrum demgemäß ins Lumbalmark, welche Angabe ein Jahr darauf von FREDERICQ ohne Diskussion zustimmend zur Kenntnis genommen wird.

13. Während seine Auffassung der Lacertilierschwanzverstümmelung als einer Autotomie, obwohl doch weniger gut begründet,

allgemein akzeptiert wurde, stieß die Lehre FREDERICQ's von ihrer Reflexnatur auf einigen Widerspruch. Die nicht exakt begründeten, mehr auf allgemeinen Erwägungen beruhenden Einwände FRENZEL's hat FREDERICQ treffend zurückgewiesen.

14. Mehr Bedeutung haben die Einwände DAWYDOFF's, mit denen sich bisher meines Wissens niemand auseinandergesetzt hat. DAWYDOFF glaubt eine Beobachtung, nach der bei der Selbstverstümmelung durchaus fähigen Eidechsen unter bestimmten Umständen trotz heftigster Reizungen am Schwanze die Verstümmelung als offenbar zwecklos ausbleibt, in dem Sinne deuten zu dürfen, daß die Autotomie in gewissen Fällen willkürlich erfolge „parallel mit der Äußerung des Reflexes in anderen Fällen“. Tatsächlich aber beweist diese Beobachtung nicht mehr, als höchstens die Möglichkeit einer vielleicht willkürlichen, eher aber durch andere Faktoren bedingten Reflexhemmung.

15. Bezüglich der Auslösung des Autotomiereflexes bei Eidechsen gibt FREDERICQ an, daß die Autotomie nur auf unmittelbare Reizung des Schwanzes eintrete. DAWYDOFF behauptet demgegenüber, daß auch an anderen Stellen des Körpers applizierte Reize, ja sogar bloße Angstafekte die Schwanzamputation bewirken können. Wiederum schließt er daraus auf die Willkürlichkeit der Autotomie in solchen Fällen, während es sich in Wirklichkeit nur um einen psychogenen Reflex zu handeln braucht.

16. In einem anderen Sinne dagegen hätten diese Angaben DAWYDOFF's — von ihrer Authentizität ist er zum Teil selbst nicht ganz fest überzeugt —, falls sie authentisch wären, eine große Bedeutung; sie würden nämlich die Schwanzverstümmelung der Lacertilien unter diesen Umständen ihrer Komplexität entkleiden und ihr für diesen Fall eindeutig den Charakter einer Autotomie verleihen, was alle entsprechenden Experimente überflüssig machen würde.

17. Aber auch damit wäre noch nicht bewiesen, daß jede Form des natürlichen Schwanzverlustes bei jeder Echtenart auch wirklich eine Autotomie ist. Namentlich für die gewöhnliche Form des Schwanzverlustes unserer einheimischen Eidechsen wäre das noch zu untersuchen. Dieses Problem wurde bisher nie aufgeworfen, sondern man glaubte mit dem Nachweis der Möglichkeit der Autotomie bei Lacertiliern auch eo ipso den Beweis ihrer Ausschließlichkeit erbracht zu haben, was ein Irrtum ist.¹⁾

1) Ebenso ist die Meinung irrig, daß die gelungenen Versuche

18. Daß bei der Autotomie der Heuschrecken und Krabben die präformierte Bruchstelle meist nicht mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug zusammenfällt, wurde von FREDERICQ und FRENZEL ermittelt. Wie es sich in diesem Punkte mit den Lacertilien verhält, ist bisher nicht untersucht worden.

19. Ob bei den Lacertilien die Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzstück möglich ist, steht bisher nicht mit Sicherheit fest.

20. Die heftigen Bewegungen amputierter normaler Lacertilierschwanzstücke und auch regenerierter, sofern ihnen noch ein kleines Stück des normalen Schwanzabschnittes anhängt, sind schon längere Zeit gut bekannt, die leisen Vibrationen isolierter Regenerate dagegen erst seit kaum einem Jahrzehnt (DAVENPORT HOOKER, 1912). Eine einleuchtende Theorie über die Bewegungen der Amputate existiert bisher nicht.

21. Über die Verstümmelungserscheinungen an Eidechsen mit regenerierten Schwänzen liegen bisher nur einige sehr unklare Angaben von E. MÜLLER, DAWYDOFF und RIGGENBACH vor: den nachgewachsenen Schwanz könne die Eidechse nicht mehr abstoßen (E. MÜLLER); der regenerierte Schwanz autotomiere schwächer, als der alte (DAWYDOFF); eine zweite Selbstverstümmelung sei fraglich und komme jedenfalls nur selten vor (RIGGENBACH).

22. Seit CONTEJEAN's Publikation (1890) ist bekannt, daß geschwächte Lacertilier der Selbstamputation nicht fähig sind, daß überhaupt das Selbstamputationsvermögen eine Funktion des Allgemeinzustandes ist.

23. Unter den Säugetieren bieten gewisse Mäuse Verstümmelungsphänomene dar, die an die Lacertilierschwanzverstümmelung mehr oder weniger erinnern. Es gilt dies weniger für das leichte Zerreißen der Schwanzhaut bei der Haselmaus, der Waldmaus u. a., dessen Passivität von HENNEBERG sehr wahrscheinlich gemacht wurde, als für die in neuester Zeit bekannt gewordenen Verstümmelungsvorgänge an kalifornischen Taschenmäusen, die den ganzen Schwanz betreffen und eine weitgehende Übereinstimmung mit dem entsprechenden Vorgang bei Lacertilien aufweisen. Eine

FREDERICQ's und CONTEJEAN's die Ausschließlichkeit der Reflexnatur der Autotomie bei Lacertilien beweisen. Sie beweisen ebenfalls nicht mehr, als die Möglichkeit einer reflektorischen Autotomie. Ob die gleiche Muskelaktion nicht auch willkürlich vor sich gehen kann, ist noch ein besonderes Problem.

experimentelle Analyse dieser Erscheinung, die B. SUMNER und H. H. COLLINS beobachtet haben, steht bisher noch aus. Einer solchen müßte die gleiche Problemstellung und Methodik zugrunde gelegt werden, wie wir sie nunmehr für die Lacertilier entwickeln wollen.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Problemstellung und Methode.

Verstümmelungsvorgänge, die, wie etwa bei Lumbriciden, See-
sternen und Crustaceen, wenn auch auf bestimmte Reize hin (Ver-
änderung des umgebenden Mediums, Verletzungen), so doch an dem
sich selbst überlassenen Tiere erfolgen, also ohne daß eine
Behinderung der Lokomotion nötig ist, ohne daß der zu ver-
stümmelnde Teil festgehalten zu werden braucht, bedürfen zu ihrer
Diagnose als Selbstverstümmelung keiner experimentellen Analyse.
Sie geben sich ohne weiteres als Autotomie zu erkennen. Anders
Verstümmelungsvorgänge, wie sie sich bei den Lacertilien abspielen.
Hier ist zur Verstümmelung des Schwanzes nach den bisher sicher-
gestellten Beobachtungen immer eine Behinderung der Lokomotion
nötig, und zwar muß der Schwanz selbst irgendwie festgehalten
werden. Hier genügt die bloße Beobachtung nicht zur richtigen
Auffassung des Vorganges; hier wissen wir von vornherein nicht,
ob Autotomie vorliegt oder nicht. Es muß das Experiment uns
Aufklärung verschaffen.

1. Die erste Frage, die wir uns vorlegen, lautet: Ist bei den
Lacertilien eine Selbstverstümmelung möglich?

Bei dem Schwanzverlust unter natürlichen Verhältnissen kommen
folgende Faktoren in Betracht: der Zug des flüchtenden Tieres, der
Zug des Verfolgers und der lokale Druck an der gepackten Stelle
des Schwanzes, physische und psychische Nervenreize.

Wir müssen nun eine Versuchsanordnung treffen, die einen Zug
des Experimentators und einen lokalen Druck an der fixierten Stelle
des Schwanzes ausschaltet und nur den Zug des zerrenden Tieres
selbst auf den Schwanz wirken läßt. Wir verwirklichen diese Ver-
suchsanordnung durch eine Fesselung der Eidechse mittels eines
durch ein Pflaster am Schwanz befestigten Fadens, an dem wir
das Tier nun festhalten. Jede nunmehr eintretende Schwanzruptur
muß Autotomie sein, wenn die maximale Zugkraft des betreffenden

Individuums kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes notwendige Zug. (Im anderen Falle wäre die Ruptur auf den bloßen Zug der gefesselten Eidechse zurückzuführen und es läge somit kein „Abwerfen“ des Schwanzes, keine Selbstverstümmelung vor.)

a) Erfolgt der Bruch des Schwanzes in der Pflasterfesselung ohne besondere Reizung oder auf bloße Reizung am Rumpf oder Extremitäten nicht, wohl aber auf Reizung¹⁾ am Schwanze selbst, so ist offenbar bei dem betreffenden Individuum die maximale Zugkraft kleiner gewesen, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zug. Denn von dem heftig zerrenden Tiere wurde natürlich auch ohne besondere Reize, namentlich aber bei den Reizungen am Rumpfe schon die maximale Zugkraft aufgewandt, ohne daß es jedoch dabei zur Ruptur gekommen wäre; diese muß demnach, als sie erfolgte, eine Autotomie gewesen sein.

b) Kommt es hingegen in der Pflasterfesselung schon ohne besondere Reizung oder bei Reizung bloß am Rumpfe oder den Extremitäten zur Schwanzverstümmelung, so erscheint es zunächst durchaus möglich, daß der Zug des Tieres selbst die Schwanzruptur bewirkt habe und kann diese Möglichkeit nur durch eine zahlenmäßige Bestimmung der maximalen Zugkraft, sowie des zum passiven Zerreißen des Schwanzes nötigen Zuges und den Nachweis, daß jene kleiner ist als dieser, ausgeschlossen und so der Beweis für das Vorliegen einer Selbstverstümmelung geführt werden.

Ein Ausfall des Versuches wie in a) gestattet den Nachweis, daß die maximale Zugkraft des betreffenden Individuums kleiner ist, als der zur passiven Schwanzruptur erforderliche Zug ohne eine direkte zahlenmäßige Bestimmung dieser beiden Größen. Bei einem Ausfall des Versuches wie in b) dagegen ist eine solche unerläßlich. Die zahlenmäßige Bestimmung des zum passiven Zerreißen des Schwanzes nötigen Zuges ist einfach, die der maximalen Zugkraft kann sich in praxi so schwierig gestalten, daß die Methode modifiziert werden muß, bzw. daß ein wirklich exakter Autotomiebeweis mit dieser Methode nicht möglich ist. Immer völlig exakt hingegen ist der Autotomiebeweis, der sich auf einen Ausfall des Versuches wie in a) gründet.

2. Ist die Möglichkeit einer Selbstverstümmelung bei den Lacertilern erwiesen, so erhebt sich die weitere Frage: Muß nun

1) In den ausschlaggebenden Versuchen dürfen keine mechanischen Reize verwandt werden. Am besten reizt man thermisch (mit einer Flamme).

auch jede Form des Schwanzverlustes bei einem bestimmten Lacertilier, müssen namentlich diejenigen Formen seiner Schwanzverstümmelung, die sich in der Natur ereignen, eine Autotomie sein? Da bei unseren einheimischen Lacertiliern hier hauptsächlich Ergreifen am Schwanze durch einen verfolgenden Menschen oder ein feindliches Tier in Betracht kommt, so scheint das folgende Vorgehen zur Lösung der Frage geboten: Es muß eine Versuchsanordnung getroffen werden, die eine aktive Verstümmelung vollkommen ausschließt; es muß also ein totes Tier genommen werden, bei dem auch die Reflexe bereits erloschen sind. An diesem Tier sind im übrigen die Bedingungen zu schaffen, die beim natürlichen Schwanzverlust wirksam sind, also einmal eine Zugwirkung auf den Schwanz etwa gleich der maximalen Zugkraft des Tieres und ferner derjenige lokale Druck, welchen der zupackende Verfolger ausübt. Erfolgt nun eine Schwanzruptur, so erfolgte sie rein passiv, und es haben sich so die mechanischen Faktoren, die beim Angriff auf das Tier in der Natur unter Ergreifen beim Schwanze in Betracht kommen, als ausreichend erwiesen, um diese zu bewirken: dann ist der Schwanzverlust in der Natur auch ohne Autotomie möglich. Im anderen Falle dagegen würde sich die Gleichung ergeben: Jeder Schwanzverlust gleich Autotomie.

3. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen? Diese Frage kann nur so entschieden werden, daß man ein nachgewiesenermaßen der Autotomie fähiges Individuum nach Ausschaltung des Großhirns unter genau die gleichen Verhältnisse bringt, wie sie vorher zur Selbstverstümmelung führten. Kommt es auch dann noch zur Autotomie, so ist ihre Möglichkeit auf rein reflektorischem Wege sichergestellt.

4. Wir haben dann weiter zu prüfen, ob die Autotomie auch als psychogener Reflex erfolgen kann, d. h. bei einem Tiere im Besitze des Großhirns auf Reize am Rumpfe oder an den Extremitäten und auf rein affektive Reize hin.

5. Es ist aber bei einem positiven Ausfall entsprechender Versuche nicht möglich zu entscheiden, ob es sich um einen psychogenen Reflex oder um einen Reflex auf einen Zugreiz, oder gar um eine Willensäußerung handelte.

6. Auch die Frage, ob die Schwanzverstümmelung, die reflektorisch erfolgen kann, auch nur als Reflex und nicht auch als Willkürhandlung möglich ist, scheint mir nicht lösbar.

7. Zur genaueren Aufklärung der Mechanik der Autotomie

müssen wir durch Versuche am toten Tier prüfen, ob der locus minoris resistentiae für Druck und namentlich Zug mit den präformierten Bruchstellen zusammenfällt.

8. Ferner haben wir zu ermitteln, ob die Selbstverstümmelung an einem frei flottierenden Schwanzstück möglich ist, oder ob die Ruptur nur an einem an 2 Punkten fixierten Schwanzabschnitt erfolgen kann. Zu diesem Zwecke müssen Parallelversuche in der FREDERICQ'schen Pflasterfesselung angestellt werden, wobei das Schwanzstück distal von der Fesselungsstelle, das frei flottiert durch Kneifen und thermisch zu reizen ist. Erfolgt in beiden Fällen die Ruptur im Bereiche des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes, so sind 2 Fixpunkte offenbar nicht notwendig; spielt sie dagegen nur im ersten Falle sich so ab, oder erfolgt sie immer, gleichviel wo und wie der Reiz erfolgt, proximal von der Fesselungsstelle, so ist die Autotomie nur an Schwanzstücken möglich, die an 2 Punkten fixiert sind. Ferner habe ich zur Prüfung dieser Frage bei *Anguis fragilis* eine besondere Methode angewandt, die bei Mitteilung der betreffenden Versuche geschildert werden wird.

9. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Sind im Bereiche von Regeneraten applizierte Reize imstande, Autotomie auszulösen?

10. Kann eine Eidechse mehrmals hintereinander autotomieren?

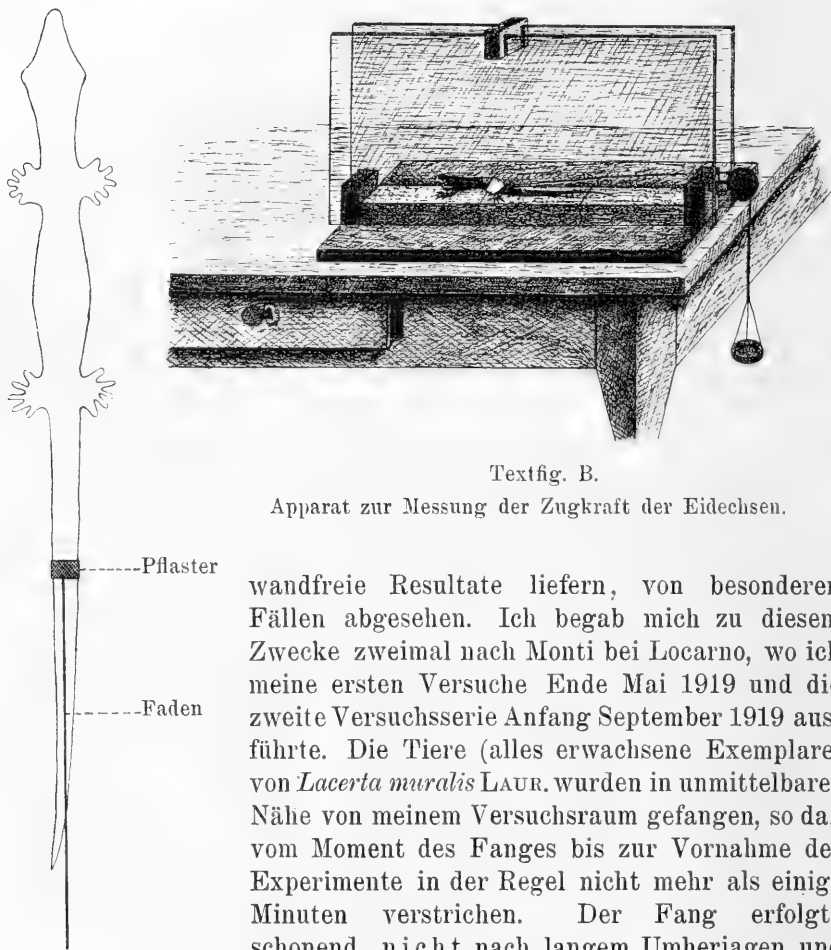
11. Wie sind die Bewegungen der Amputate zu erklären?

Die hier entwickelte Problemstellung und Methodik kann in wesentlichen Teilen aus technischen Gründen auf die fußlosen sich krümmend fortbewegenden Echsen nicht angewandt werden, da es nicht möglich ist, bei ihnen die Pflasterfesselung und Zugkraftbestimmungen erfolgreich vorzunehmen. Meine diesbezüglichen Versuche sind demgemäß nur an Eidechsen gemacht worden. Bei *Anguis fragilis* habe ich den beschriebenen Versuch von FREDERICQ nachgeprüft und vervollkommenet und dann noch speziell die Mechanik der Autotomie studiert (s. Punkt 8).

2. Kapitel. Material und Technik.

Sämtliche Versuche an lebenden Eidechsen waren an frisch-gefangenem Material anzustellen. Auch kurzdauernde Gefangenschaft bei guter Ernährung setzt die Vitalität dieser Tiere und damit ihr Selbstverstümmelungsvermögen stark herab, bzw. hebt es ganz

auf. Versuche, an Terrariumtieren überzeugten mich davon zur Genüge; während bei Blindschleichen auch solche sich zu Versuchen eignen, können bei Eidechsen nur Versuche in der freien Natur ein-



Textfig. B.

Apparat zur Messung der Zugkraft der Eidechsen.

Textfig. A. Schema
der Pflasterfesselung
am Schwanze.

wandfreie Resultate liefern, von besonderen Fällen abgesehen. Ich begab mich zu diesem Zwecke zweimal nach Monti bei Locarno, wo ich meine ersten Versuche Ende Mai 1919 und die zweite Versuchsserie Anfang September 1919 ausführte. Die Tiere (alles erwachsene Exemplare) von *Lacerta muralis* LAUR. wurden in unmittelbarer Nähe von meinem Versuchsraum gefangen, so daß vom Moment des Fanges bis zur Vornahme der Experimente in der Regel nicht mehr als einige Minuten verstrichen. Der Fang erfolgte schonend, nicht nach langem Umherjagen und nicht mit der Hand, sondern vermittelt einer über den Kopf geworfenen Schlinge, die, nachdem das Tier darin hochgezogen war, sogleich wieder gelöst wurde; das Tier wurde dann

in einem Beutel schnell in den Versuchsraum gebracht. Die Pflasterfesselung am Schwanze (Textfig. A) geschah mit gewöhn-

lichem Faden und gewöhnlichem Heftpflaster.¹⁾ Zur Messung der Zugkraft der lebenden Eidechse konstruierte ich den abgebildeten Apparat (Textfig. B): eine 5 cm breite und 50 cm lange Laufbahn zwischen 2 Glasplatten mit einer Rolle an einem Ende. Der Boden der Laufbahn wurde mit Steinen ausgelegt, um die natürlichen Verhältnisse nachzuahmen (es handelte sich ja um *Lacerta muralis*).

Der Eidechse wurde durch Heftpflaster ein Faden mit anhängender Gewichtsschale am Rücken befestigt, das Tier dann in die Laufbahn gesetzt, der Faden über die Rolle geführt und nun durch Belasten der Gewichtsschale versucht, die maximale Zugkraft zu bestimmen, wie, wird bei den Versuchen selbst näher geschildert werden. Für die Versuche an totem Material wurden die Tiere mit Chloroform getötet, und dann erst $\frac{1}{2}$ —1 Stunde nach Aufhören der Bewegungen der betreffende Versuch gemacht. Nach dieser Zeit ist nämlich auch das Nervensystem abgestorben, wovon ich mich mehrmals dadurch überzeugen konnte, daß abgerissene Schwanzstücke dann keine automatischen Bewegungen mehr zeigten. Die zum passiven Zerreißen des Schwanzes erforderliche Zugkraft wurde in der Weise geprüft, daß ich um den Leib der toten Eidechse ganz fest einen Faden band, an dem eine Gewichtsschale hing. Dann wurde das Tier zwischen Daumen und Zeigefinger an der Schwanzspitze frei schwebend gehalten und nun auf die Gewichtsschale so lange Gewichte aufgelegt, bis der Schwanz riß, sodann die Eidechse am Stumpfe wieder in die Höhe gehoben und weiter Gewichte aufgelegt, bis die nächste Ruptur erfolgte usw.

3. Kapitel. Versuche.

A. Versuche an Blindschleichen.

I. Ist die Blindschleiche der Selbstverstümmelung fähig? (Nachprüfung des FREDERICQ'schen Versuches, wobei aber das Tier nicht, wie bei jenem zwischen Daumen und Zeigefinger, sondern vermittels eines durch ein Pflaster angehefteten Fadens am

1) Der ca. $\frac{1}{2}$ cm breite Pflasterstreifen wurde jeweils an der Dorsal-seite des Schwanzes befestigt oder auch ganz um diesen herumgelegt. Dabei mußte das Tier natürlich am Rumpfe festgehalten und jeder Druck auf den Schwanz vermieden werden, weil sonst leicht, sei's aktive, sei's passive Ruptur hätte eintreten können.

Schwanz schwebend gehalten wurde, womit nun auch jeder Druck ausgeschaltet war.)¹⁾

No. 1. Mehrmaliges Abzwicken des Schwanzendes distal von der Fesselungsstelle bleibt erfolglos. Man kann deutlich jedesmal nach dem Schnitt S-förmige Krümmungen des Schwanzes wahrnehmen, doch sind diese offenbar zu schwach, um eine Ruptur zu bewirken.

Interpretation. Das Tier war nicht mehr kräftig genug zur Selbstamputation.

No. 2 u. 3 verlaufen in gleicher Weise.

No. 4. Der erste Schnitt ist erfolglos. Auf den zweiten erfolgt unter heftigen krümmenden Bewegungen des Schwanzes allmählich eine Ruptur proximal von der Fesselungsstelle. Weitere Schnitte erfolglos.

Interpretation. Das Tier war zur Autotomie zwar noch fähig, aber nicht mehr kräftig genug für prompte Autotomie.

No. 5. Die Amputation der Schwanzspitze bei dem in der beschriebenen Weise aufgehängten Tier ist erfolglos; als die gleiche Blindschleiche dann aber auf den Tisch gelegt nur ganz leicht am Schwanz gefaßt wird, erfolgt prompt und spielend leicht dessen Ruptur, wobei kein Zug wahrnehmbar ist. (Den Schwanz passiv zu zerdrücken gelingt nur mit großer Mühe.) Nunmehr wird das Tier wieder in hängende Lage gebracht, diesmal aber zwischen Daumen und Zeigefinger gehalten, dann wieder das Schwanzende abgezwickt; es erfolgt keine Verstümmelung. Jetzt wird das Tier, ohne daß der Schwanz losgelassen wird, auf den Tisch gelegt, worauf der Schwanz prompt bricht.

Interpretation. Es handelte sich offenbar um ein geschwächtes Tier, da bei normalen Individuen auf einen scharfen Scherenschnitt prompt Autotomie erfolgt. Daß das gleiche Individuum kurz danach nur ganz leicht am Schwanz gefaßt prompt autotomierte, glaube ich folgendermaßen erklären zu dürfen: Ein, wenn auch nur leichtes Fassen am Schwanz ist für die Auslösung des Autotomiereflexes der optimale Reiz. Dieser Reiz hat eine optimale Wirkung. Bei kräftigen Individuen sind auch andere Reize wirksam (Scherenschnitt), geschwächte Individuen hingegen reagieren, wenn überhaupt, nur noch auf den optimalen Reiz. (Ganz entsprechende Beobachtungen machte ich auch an geschwächten Eidechsen, so daß mir die vorstehende Hypothese recht plausibel erscheint.) Es kommt aber auch bei geschwächten Tieren offenbar

1) Siehe S. 230.

daneben die Lage für das Selbstamputationsvermögen in Betracht; dem liegenden Tier scheint die Autotomie leichter möglich zu sein, als dem hängenden.

No. 6. Auf den Scherenschnitt in hängender Lage erfolgt prompt die Ruptur, vor welcher man deutlich die „mouvements de latéralité“ sieht.

Interpretation. Typische Autotomie bei normalem Tiere (Argumentation s. S. 230—231).

II. Nachweis, daß die Autotomie nur zwischen 2 fixen Punkten und nicht an frei flottierenden Schwanzenden erfolgen kann.

No. 7. Das Tier wird auf den Tisch gelegt, am Schwanze festgehalten und dann durch einen Scherenschnitt distal von der ergriffenen Stelle gereizt. Es erfolgt prompt Autotomie proximal von der ergriffenen Stelle, also zwischen 2 fixen Punkten: Fixierung des Schwanzes am Rumpfe und an der ergriffenen Stelle.

Damit ist bewiesen, daß das vorliegende Individuum überhaupt selbstamputationsfähig ist.

Nunmehr wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, dann aber der Schwanz gleich losgelassen und sich selbst überlassen: es erfolgt keine Autotomie.

Um zu beweisen, daß die Autotomie dabei nicht etwa infolge einer inzwischen eingetretenen Schwächung der Blindschleiche unterblieb, wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, wobei aber der Schwanz wiederum festgehalten wird, und wiederum erfolgt prompt Autotomie.

Durch diesen Versuch ist mithin einwandfrei bewiesen, daß die Selbstverstümmelung der *Anguis fragilis* nur zwischen 2 fixen Punkten vor sich gehen kann.

No. 8. Verläuft ganz gleichartig.

Man könnte nun gegen die Beweiskraft der Versuche No. 7 u. 8 doch den Einwand erheben, daß vielleicht nicht die mit dem Festhalten des Schwanzes gegebene Schaffung eines 2. Fixpunktes für den positiven Ausfall verantwortlich gewesen sein mag, sondern der mit dem Festhalten gegebene optimale Reiz, während ein bloßer Scherenschnitt ohne Festhalten als Reiz eben ungenügend wäre. Nun aber erfolgt, wenn Autotomie auf bloßes Festhalten eintritt, die Ruptur immer sofort, ganz prompt; in den Versuchen 7 u. 8 aber, wo doch so vorgegangen wurde, daß ich das Tier zuerst am Schwanze

faßte und dann erst den Scherenschnitt machte, trat die Ruptur erst ein, nachdem der Scherenschnitt geführt war. Also kann doch wohl das bloße Festhalten für die betreffenden Individuen kein autotomie-auslösender Reiz gewesen sein, sondern erst der Scherenschnitt muß hier die Selbstverstümmelung bewirkt haben; das Festhalten hatte dann nur die ihm von mir zugeschriebene mechanische Bedeutung, nämlich der Schaffung eines 2. Fixpunktes. Um nun aber ganz sicher zu gehen, wiederholte ich den Versuch noch einmal, indem ich speziell auf diesen Punkt achtete. (Den 2. Fixpunkt unter Vermeidung eines Druckreizes durch Pflasterfesselung zu schaffen, war nicht angängig, weil das kriechende, sich fortwährend krümmende Tier so gar nicht festzuhalten war.)

No. 9. Ein kräftiges Individuum wird zunächst am Schwanze gefaßt und nun wird eine Weile gewartet; es erfolgt keine Verstümmelung.

Daraus geht hervor, daß bei dem vorliegenden Individuum bloßes Festhalten am Schwanze die Autotomie nicht auszulösen imstande ist.

Nunmehr wird bei dem nach wie vor festgehaltenen Tiere ein scharfer Scherenschnitt gemacht: es erfolgt Autotomie.

Das Tier ist also selbstamputationsfähig.

Es wird ein weiterer Scherenschnitt gemacht, dann aber der festgehaltene Schwanz rasch losgelassen: es erfolgt keine Ruptur.

Die Ursache hierfür muß darin erblickt werden, das diesmal der 2. Fixpunkt fehlte.

Daß die Autotomie dabei nicht infolge eingetretener Schwächung des Tieres unterblieb, beweist ein weiterer Scherenschnitt bei festgehaltenem Schwanz, der wiederum, wenn auch nicht mehr prompt, die Selbstverstümmelung zur Folge hat.

Der Satz, daß für die Autotomie bei der *Anguis fragilis* 2 fixe Punkte Bedingung sind, bleibt also unangetastet. Dagegen muß ich nach diesen Ergebnissen meine auf den Versuch No. 5 gestützte Anschauung, daß das bloße Anfassen des Schwanzes der optimale Reiz sei, erheblich einschränken; es scheint eben doch, daß diese Dinge individuell sehr variieren. Für manche Individuen ist das bloße Festhalten sicherlich der optimale Reiz, andere aber reagieren, wie wir gesehen haben, darauf gar nicht, sehr wohl aber auf andere Reize.

Eine Zeitlang später hatte ich Gelegenheit einen No. 9 entsprechenden Versuch noch einmal an einer sehr lebhaften *Anguis fragilis* zu machen. Er fiel noch schlagender aus, als No. 9.

No. 10. Das Tier wird am Schwanze gefaßt, und indem es festgehalten bleibt, wird eine Weile gewartet: es erfolgt keine Verstümmelung. Das wird einige Male wiederholt, immer mit dem gleichen Resultat.

Nunmehr wird dem unausgesetzt am Schwanze festgehaltenen Tiere durch einen scharfen Scherenschnitt das Schwanzende amputiert: im Verlaufe weniger Sekunden erfolgt Autotomie.

Die gleiche Prozedur wird wiederholt, aber der Schwanz gleich nach dem Scherenschnitt losgelassen: es erfolgt keine Selbstverstümmelung.

Die Prozedur wird noch einmal wiederholt mit dem gleichen Resultat.

Nunmehr wird noch einmal bei festgehaltenem Schwanz ein Scherenschnitt gemacht und wieder erfolgt prompt Autotomie (in Versuch No. 9 erfolgte sie da nicht mit der gleichen Promptheit).

Die Unerläßlichkeit zweier Fixpunkte für die Autotomie ist danach ganz evident (s. dazu Textfig. C).

B. Versuche an Eidechsen.

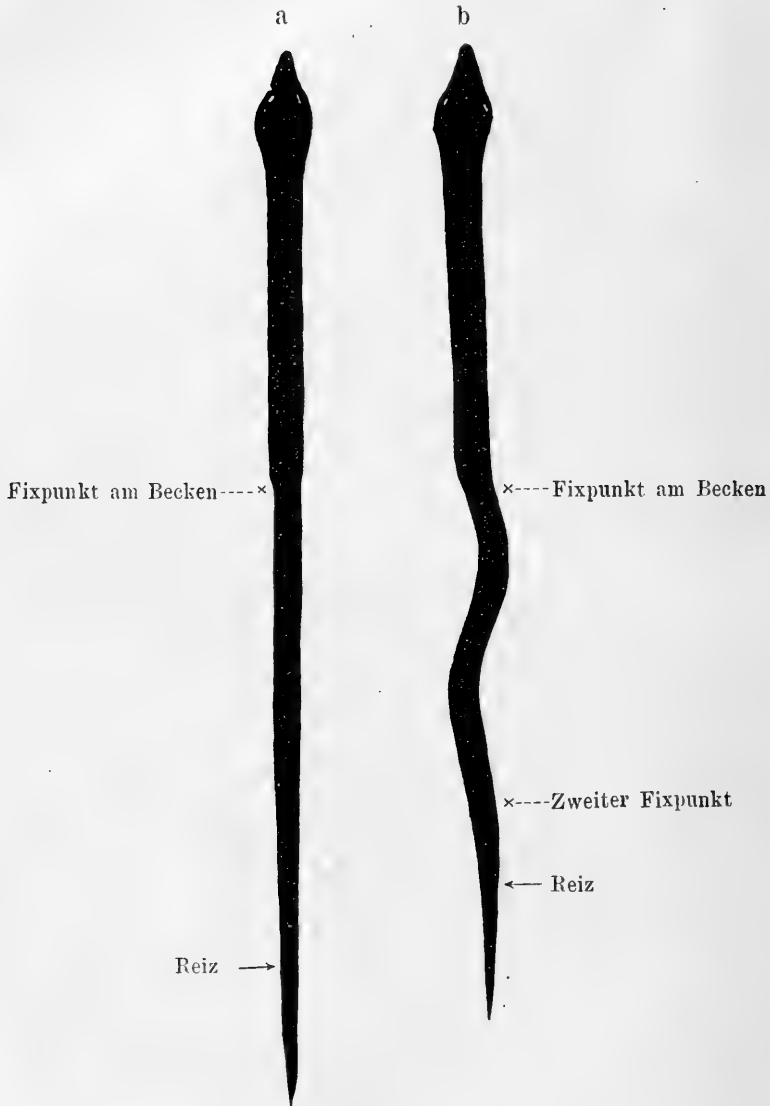
I. Kommt bei den Eidechsen eine Selbstverstümmelung vor?

a) Versuche in Pflasterfesselung, bei denen erst auf Reizung am Schwanze eine Ruptur erfolgte.

No. 1. Fesselung etwa an der Grenze zwischen proximalem und mittlerem Drittel des Schwanzes. Ohne besondere Reizung, sowie auf Reizung am Rumpfe und an den Extremitäten vermag sich das Tier, so heftig es zerrt, nicht zu befreien. Auf längere thermische Reizung am Schwanze dagegen tritt Ruptur desselben ein kurz vor der Fesselungsstelle, und das Tier entflieht.

No. 2. Verläuft ebenso.

Interpretation. In den beiden Versuchen war ein Druck auf den Schwanz durch die Pflasterfesselung und die Art der Reizung ausgeschlossen. Da ohne besondere Reizung und auch auf stärkste Reize am Rumpfe keine Verstümmelung eintrat, so reichte auch die maximale Zugkraft der Eidechse offenbar nicht aus, um die Verstümmelung zu bewirken. Als diese nun in der gleichen Versuchsanordnung (nach Reizung am Schwanze) schließlich erfolgte, konnte somit nur eine aktive eigenartige Tätigkeit der Schwanzmuskulatur die Ursache gewesen sein; es liegt daher typische Autotomie vor.



Textfig. C.

Schema zur Mechanik der Autotomie bei den Lacertiliern. Abhängigkeit der Autotomie von der Schaffung zweier Fixpunkte am Schwanz.

Im Falle a, wo außer der Befestigung am Becken der Schwanz nirgends fixiert ist, bleibt ein Reiz auf den Schwanz, sofern der Reiz keinen zweiten Fixpunkt schafft, wirkungslos. Im Falle b, wo der Schwanz, außer am Becken, an noch einem Punkte fixiert ist, hat ein solcher Reiz Autotomie zur Folge, die dann zwischen den beiden Fixpunkten erfolgt.

No. 3. Fesselung wie bei 1. und 2. Ohne besondere Reizung erfolgt keine Schwanzruptur, dagegen prompt nach thermischer Reizung am Schwanz (distal von der Fesselungsstelle) und zwar proximal von der Fesselungsstelle.

Interpretation. Da schon bei bloßer Fesselung (auch ohne besondere Reizung am Rumpfe) ein maximaler Zug des Tieres anzunehmen ist, kann dieser Versuch in der gleichen Weise gedeutet werden, wie die beiden vorigen.

No. 4. Tier mit Regenerat. Fesselung inmitten des Regenerates. Ohne besondere Reizung keine Schwanzverstümmelung, dagegen prompt auf thermische Reizung (letztere distal von der Fesselungsstelle) und zwar Ruptur zehn Wirtel oberhalb des Ansatzes des Regenerates.

Interpretation. Wie bei Versuch No. 3.

Zusatz. Nachdem durch diese Versuche, namentlich durch die Versuche 1 und 2 die Fähigkeit der Eidechsen zur Selbstamputation des Schwanzes exakt bewiesen ist, können wir auch eine Reihe weiterer Versuchsergebnisse, die auf anderem, weniger exaktem Wege gewonnen wurden, in der gleichen Weise interpretieren.

No. 1a. Einer Eidechse, die mit der Hand am Rumpfe festgehalten wurde, brach der Schwanz bei leichtem Zufassen; da das Tier also am Rumpfe gehalten wurde, kam ein Zug auf den Schwanz wohl kaum zur Geltung; das Zufassen am Schwanz geschah fernerhin so leicht, daß auch kein nennenswerter Druck ausgeübt werden konnte; trotzdem erfolgte eine Ruptur, die daher Autotomie gewesen sein muß.

No. 2a. Pflasterfesselung inmitten des Schwanzes. Thermische und Stichreize distal und proximal von der Fesselungsstelle erweisen sich als erfolglos. Als aber der Schwanz mit der Hand ganz leicht gefaßt wurde, brach er prompt.

Interpretation. Da sich das am Schwanz gefesselte Tier anfangs trotz heftigster Reizungen nicht zu befreien vermochte, war seine maximale Zugkraft offenbar ungenügend, um die Ruptur zu bewirken. Das Zufassen, das diese dann auslöste, geschah ohne nennenswerten Druck, so daß Autotomie angenommen werden muß. Daß alle anderen Reize, obwohl am Schwanz selbst appliziert, wirkungslos blieben, deutet darauf hin, daß in manchen Fällen Ergreifen mit der Hand der optimale Reiz ist (vgl. S. 256).

In No. 3a, 4a, 5a, 6a brach bei ganz leicht am Schwanz ge-

faßten Eidechsen dieser, ohne daß ein merkbarer Zug ausgeübt worden wäre. Der Schwanz brach förmlich „spielend“, wobei man gelegentlich deutlich der Ruptur vorausgehende Krümmungen wahrnehmen konnte (vgl. die Autotomieversuche an Blindschleichen).

b) Versuche in Pflasterfesselung, bei denen auch schon bei Reizung am Rumpfe oder an den Extremitäten oder sogar ohne besondere Reizung eine Ruptur erfolgte.

No. 1. Pflasterfesselung am Schwanze. Befreit sich, am Rumpfe gereizt, durch Bruch des Schwanzes dicht vor der Fesselungsstelle.

No. 2. Fesselung wie bei dem vorigen. Befreit sich ohne jegliche Reizung im Verlaufe seiner lebhaften Fluchtversuche durch Bruch des Schwanzes dicht vor der Fesselungsstelle.

No. 3. Fesselung wie bei den vorigen. Ohne jegliche Reizung befreit sich das Tier durch Bruch des Schwanzes proximal von der Fesselungsstelle.

No. 4. Fesselung wie bei den vorigen. Bei Reizung am Rumpfe Bruch des Schwanzes proximal von der Fesselungsstelle.

No. 5. Fesselung wie bei den vorigen. Befreiung durch Schwanzruptur ohne jede besondere Reizung.

No. 6. Fesselung wie bei den vorigen. Schwanzruptur auf Berühren der Hinterbeine mit einem glühenden Eisen.

Diese bisher nicht beobachtete Erscheinung, daß Eidechsen in der Pflasterfesselung auch ohne Reizung des Schwanzes die Schwanzverstümmelung aufweisen, kann als Autotomie nur dann interpretiert werden, wenn zahlenmäßig nachgewiesen ist, daß die maximale Zugkraft der Eidechsen kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen des Schwanzes notwendige Zug.

Inwieweit die exakte Bestimmung dieser Größen auf praktische Schwierigkeiten stößt und damit der Autotomiebeweis für die genannten Versuchsergebnisse erschwert wird, wird noch erörtert werden. Ich will vorwegnehmen, daß es mir nicht möglich war den Autotomiebeweis für diese Versuche mit der gleichen Sicherheit zu führen, wie für die auf S. 259—261 geschilderten. Nichtsdestoweniger will ich die betreffenden Untersuchungen mitteilen, schon der prinzipiellen Bedeutung der angewandten Methodik wegen.

a) Welche Kraft ist erforderlich, um beim toten Tier den Schwanz durch Zug zu zerreißen?

No. 1. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 85 g reißt der Schwanz ca. 1 cm weit d. v. Spitze

"	90 "	"	1 "	weiter proximal
"	115 "	"	1 "	"
"	135 "	"	3 "	"
"	195 "	"	6 gleichartige ¹⁾ Schuppen-	wirtel von der Cloake entfernt.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 125 g.

No. 2. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 100 g reißt der Schwanz ca. 1 cm weit v. d. Spitze

"	140 "	"	2,5 "	weiter proximal
"	170 "	"	1,5 "	"
bei erneuter Belast. v. 170 "	"	"	0,5 "	"

bei weiterer Belast. v. 160 " kurz vor der Cloake.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 155 g.

No. 3. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 60 g reißt der Schwanz ca. 1 cm weit v. d. Spitze

"	100 "	"	1 "	weiter proximal
"	120 "	"	3 "	"
b. einer Belast. schon v. 100 "	"	"	1 "	"
bei einer Belastung v. 110 "	"	"	4 gleichartige Schuppen-	wirtel vor der Cloake.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 120 g.

No. 4. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 70 g reißt der Schwanz ca. 1 cm weit v. d. Spitze

"	100 "	"	1 "	weiter proximal
bei erneuter Belast. v. 100 "	"	"	1 "	"
bei einer Belastung v. 130 "	"	"	1 "	"
"	150 "	"	1 "	"
"	170 "	"	8 gleichartige Schuppen-	wirtel von der Cloake.

Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 130 g.

1) Über diese Bezeichnung vgl. im anatomischen Teil.

No. 5. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung v. 70 g reißt der Schwanz ca. 1,5 cm weit v. d. Spitze
 „ 100 „ „ 1,5 „ weiter proximal
 „ 140 „ „ 1 „ „
 bei erneuter Belast. v. 140 „ „ 2 „ „
 bei einer Belastung v. 170 „ „ unweit von der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 140 g.

No. 6. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung von 130 g reißt die Schwanzspitze, bei erneuter Belastung von 130 g reißt der ganze Schwanz bis auf 8 gleichartige Schuppenwirtel vor der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 130 g.

No. 7. Tier mit normalem Schwanz.

Bei einer Belastung von 190 g reißt die Spitze, erst bei einer Belastung von 270 g erfolgt die nächste Ruptur, und zwar 7 gleichartige Wirtel vor der Cloake.
 Etwa notwendige Belastung auf mittlerer Schwanzhöhe: 270 g.

No. 8. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 155 g reißt die Spitze des Regenerates, erst bei einer Belastung von 500 g erfolgt die nächste Ruptur, und zwar nicht im Bereiche des noch ca. 3 cm langen Regenerates, sondern 2 Wirtel oberhalb seines Ansatzes im Bereiche des normalen Schwanzabschnittes.

No. 9. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 160 g reißt der Schwanz 2 Wirtel oberhalb des Ansatzes des Regenerates.

No. 10. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Der Versuch fällt genau so aus, wie der vorige.

No. 11. Tier mit regeneriertem Schwanz.

Bei einer Belastung von 190 g reißt der Schwanz an der gleichen Stelle wie bei No. 9 und 10.

Der zum passiven Zerreißen des normalen Schwanzes erwachsener Individuen von *Lacerta muralis* erforderliche Zug betrug

demnach im Minimum (Abreißen der Schwanzspitze) 60—190 g, im Mittel (Schwanzruptur auf mittlerer Höhe) etwa 150 g und im Maximum (Schwanzruptur unweit der Schwanzwurzel) 110—270 g, d. h. durchschnittlich 190—200 g. Von diesen Werten kommt dem Minimum keine nennenswerte Bedeutung zu, weil in der Natur die Schwanzverstümmelung nur selten in der Nähe der Schwanzspitze erfolgt; meist setzen die Regenerate auf mittlerer Höhe und noch häufiger kurz vor der Schwanzwurzel an. Es kommen daher hauptsächlich der mittlere und der maximale Wert in Betracht, also ein Zug von durchschnittlich 150—200 g.

Die Versuche an regenerierten Schwänzen zeigen, daß das Regenerat viel weniger brechbar ist, als der normale Schwanz. Wenn auch eine Ruptur im Bereiche des regenerierten Abschnittes bei relativ hoher Belastung vorkommt, so reißt der Schwanz doch in der Regel entweder sofort oder doch wenigstens beim zweiten Mal im Bereiche des normalen Abschnittes an der ersten präformierten Bruchstelle oberhalb des Regenerates. (Daß 2 Wirtel oberhalb des Ansatzes des Regenerates die erste präformierte Bruchstelle des normalen Schwanzabschnittes liegt, wird im anatomischen Teile bewiesen werden.) Die zur Ruptur an dieser Stelle erforderliche Belastung entspricht, wie auch nicht anders zu erwarten, unserem Mittelwert und dem Maximalwert von 150—200 g. Nur Versuch No. 8 weist hier eine eigentümliche Abweichung auf.

β) Welches ist die maximale Zugkraft der Eidechsen?

Als maximale Zugkraft der Mauereidechsen ergab die erste Versuchsserie im Mai 1919 den Wert von durchschnittlich 30 g. Weil mir dieser auffallend gering vorkam, machte ich mit *Lacerta viridis* Kontrollversuche. *Lacerta viridis* ist ja ein viel größeres und sichtlich kräftigeres Tier; bei intakter Apparatur mußten für sie entsprechend höhere Werte gefunden werden. Das war auch in der Tat der Fall (die maximale Zugkraft lag hier zwischen 75 und 100 g), so daß in diesem Sinne an der Richtigkeit der für *Lacerta muralis* gefundenen Werte nicht zu zweifeln war. Aber ein anderer Einwand mußte gegen sie erhoben werden, nämlich die doch zweifellos durch die steigende Belastung, die ich bei den Versuchen angewandt hatte, hervorgebrachte Ermüdung der Versuchstiere. Augenblicklich mit dem maximalen Gewichte belastet, hätten sie sicherlich einem größeren Gewichte als 30 g das Gleichgewicht halten können. Nun fällt ja dieser Einwand nicht allzusehr ins Gewicht, da zur passiven

Schwanzruptur bei der Mauereidechse ein Zug von durchschnittlich 150—200 g notwendig ist, wie ich oben gezeigt habe. Und worauf es für uns ankommt, ist ja nur, ob die maximale Zugkraft diesem Wert an Größe gleichkommt. Das ist aber bei der großen Differenz der beiden Zahlen wohl nicht anzunehmen, selbst wenn man die Ermüdung bei Bestimmung der maximalen Zugkraft durch steigende Belastung in Rechnung setzt. Immerhin schien es mir geboten, in einer zweiten Versuchsserie die maximale Zugkraft der Mauereidechsen mit einer verbesserten Technik zu prüfen. Die erste Verbesserung betraf die Laufbahn. Als solche hatte in der ersten Versuchsserie eine von mir selbst improvisierte aus Steinen, Sand und Zement zusammengefügte etwas holperige „Mauer“ gedient, deren Hauptfehler es war, daß nach dem Trocknen des Zement-Sandgemisches die Oberfläche der Steine von sandiger Substanz bedeckt war, während ja in natura die Mauereidechsen meist auf bloßem Stein laufen. Für die zweite Versuchsserie wurde nun in einem Spezialgeschäft ein extra bearbeiteter Stein bestellt, der möglichst getreu den natürlichen Verhältnissen entsprach. Ich glaube die Verschiedenheit der Resultate in beiden Versuchsserien, wenn auch nur zum geringeren Teile, auf diese erste Verbesserung schieben zu müssen. Des weiteren verfuhr ich nunmehr bei der Bestimmung der maximalen Zugkraft anders. Ich ermittelte zunächst durch aufsteigende und absteigende Belastung bei einigen frischgefangenen Individuen die ungefähre Höhe der maximalen Zugkraft, d. h. der Kraft, welcher das frischgefangene, noch nicht ermüdete Tier gerade noch das Gleichgewicht halten kann. Ich fand dafür Werte zwischen 55 und 110 g, also beträchtlich höhere Zahlen als in der ersten Versuchsserie. Grundsätzlich allerdings war das Resultat das gleiche. Auch nach den Ergebnissen der zweiten Versuchsserie bleibt die vermutliche maximale Zugkraft durchaus hinter dem Zuge zurück, welcher notwendig ist, um den Schwanz einer toten Mauereidechse von normaler Größe auf mittlerer Höhe oder gar in der Nähe der Schwanzwurzel zu zerreißen. Da ich aber eine so große numerische Differenz gegenüber der ersten Versuchsserie nicht erwartet hatte und darüber sehr verwundert war, machte ich noch einen Kontrollversuch mit einem noch recht kleinen Individuum, das denn auch nur 30 g das Gleichgewicht halten konnte, was wiederum die Intaktheit der Apparatur bestätigte. Dennoch war es mir nicht möglich, für ein bestimmtes Individuum die wirklich maximale Zugkraft einwandfrei zu ermitteln,

da diese ja individuell ganz beträchlich schwankt (etwa von 55—110 g) und es so doch kaum geht, mit der ersten willkürlich gewählten Belastung gerade die maximale Zugkraft zu treffen. Meist wird man ein kleineres oder größeres Gewicht, als diese aufgelegt haben und dann gezwungen sein, die Belastung sukzessive zu steigern, bzw. zu verringern, wobei wiederum die Ermüdung ganz beträchtliche Fehler hervorrufen kann. Die wirklich maximale Zugkraft für ein bestimmtes Individuum absolut genau zu ermitteln, ist schließlich überhaupt unmöglich. Denn wenn ein aufgelegtes Gewicht noch gehalten wird und ein etwas größeres nicht mehr, so kann man ja nicht wissen, ob dieses von Anfang nicht gehalten worden wäre, da ja das Halten des ersten Gewichtes eine mehr oder minder große Ermüdung hervorgerufen haben muß. Durch diese Betrachtungen wurde ich dazu geführt, für den Autotomiebeweis bei Eidechsen maßgebendere Experimente in etwas anderer Weise durchzuführen. Ich verzichtete auf die absolute Bestimmung der wirklich maximalen Zugkraft und beschränkte mich darauf, an einem vorliegenden Individuum eine obere Grenze der Zugkraft zu ermitteln, d. h. ein Gewicht, welchem dieses Tier in seiner vorliegenden Verfassung unter den vorliegenden Umständen (Laufbahn) jedenfalls nicht das Gleichgewicht halten konnte. Wie weit diese obere Grenze über die maximale Zugkraft hinausging, war für mich irrelevant, sofern sie genügend weit hinter dem für die passive Schwanzzerreißung nötigen Zuge zurückblieb. Denn ich veranlaßte in der neuen Versuchsanordnung das Tier, für das ich die erwähnte obere Grenze der Zugkraft bestimmt hatte, in einem unmittelbar darauffolgenden Fesselungsversuch unter Ausschluß irgendwelcher mechanischer Reize zur Schwanzruptur und durfte dann folgendermaßen argumentieren: Die vorliegende Eidechse hat einem Gewicht, das beträchlich kleiner ist, als der zum passiven Zerreißen ihres Schwanzes notwendige Zug das Gleichgewicht nicht halten können, ihre maximale Zugkraft liegt also gegenwärtig weit unter diesem Gewicht (wie weit, ist gleichgültig, ich ermittelte eben nicht den absoluten Wert der maximalen Zugkraft); dennoch hat sie es vermocht, in der gleichen Verfassung und auf der gleichen Laufbahn sich aus der Pflasterfesselung am Schwanz durch Schwanzruptur zu befreien. Ein Druck auf den Schwanz war hier ausgeschlossen. Die Zugkraft der Eidechse selbst war nachgewiesenermaßen nicht ausreichend. Also muß eine besondere Muskeltätigkeit die Verstümmelung bewirkt haben, muß diese eine Autotomie gewesen sein

Für diese Versuche konnte ich füglich auch auf ganz frisches Material verzichten; notwendig war nur, daß die Tiere noch genügend Kraft zur Autotomie hatten. Ich führte deshalb diese Versuchsserie an einer zu diesem Zwecke aus dem Tessin gerade eingetroffenen Sendung aus. (Meine Terrariumtiere hatten sich als ungeeignet erwiesen; so munter sie sonst waren, die Fähigkeit der Selbstverstümmelung war ihnen abhanden gekommen.)

Es ergab sich, daß Eidechsen mit einer maximalen Zugkraft von momentan weniger als 105, 70, ja sogar 50 g in der Pflasterfesselung der Schwanzverstümmelung fähig waren. Auf den Schwanz dieser Tiere wurde also vom Experimentator kein Druck ausgeübt, diese selbst konnten nicht einmal einen Zug von 105, 70 ja selbst 50 g ausüben, während doch zur Schwanzruptur durch Zug 150—200 g nötig gewesen wären; mithin muß es sich in diesen Fällen wohl um Autotomie gehandelt haben.

Diese Beweisführung wäre vollkommen exakt, wenn die Zugkraftbestimmung, auf die sie sich gründet, sich nicht schließlich als ungenau herausgestellt hätte und zwar ergab sich, daß nicht nur, wie ich schon ausführte, die genaue Bestimmung der wirklich maximalen Zugkraft unmöglich ist, sondern daß eine genaue Zugkraftbestimmung bei Eidechsen überhaupt auf, wie es mir scheint, kaum überwindbare praktische Schwierigkeiten stößt. Man erhält nämlich unter Umständen mit ein und demselben Tier in dem gleichen Versuch bei der Bestimmung der oberen Grenze der Zugkraft beträchtlich schwankende Werte, was darauf zurückzuführen ist, daß die Eidechse sich nicht immer gleich gut an den Boden der Laufbahn anklammert. Die Apparatur scheint mir einwandfrei, aber das Versuchstier kann zu einem gleichmäßigen Verhalten nicht gut veranlaßt werden. So kann man (bei Eidechsen jedenfalls) mit dieser Methodik nur wenig genaue Durchschnittswerte erhalten, wodurch die Beweiskraft der auf sie gegründeten Argumentation erheblich eingeschränkt wird. Dennoch werden wir wohl daran nicht zweifeln dürfen, daß auch in den Fällen, in denen die Eidechse sich auch ohne besondere Reizung oder schon bei Reizung am Rumpfe und an den Extremitäten aus der Pflasterfesselung durch Schwanzruptur befreit, eine Autotomie vorliegt; denn dafür sprechen einmal die bei der experimentellen Analyse dieser Fälle erhaltenen Werte, die immerhin als approximative Werte gelten dürfen, dann aber spricht dafür auch der durch die Versuche, bei denen in der Pflasterfesselung erst nach Reizung am Schwanze die Ruptur erfolgte, ein-

wandfrei erbrachte Beweis, daß eine Autotomie jedenfalls bei den Eidechsen vorkommt.

II. Ist nun aber auch die in der Natur vorkommende Schwanzverstümmelung der Eidechsen immer eine Autotomie?

Ich setzte zur Lösung dieser Frage den Schwanz zweier Mauereidechsen 2 Stunden nach ihrem Tode einem Zug von 110 g bzw. 80 g aus, d. h. ihrer vermutlichen Zugkraft, und packte dann den Schwanz in der Art, wie ich das bei einer zu erjagenden Eidechse tun würde; ich setzte also den Schwanz der toten Eidechse ungefähr den gleichen mechanischen Bedingungen aus, unter denen intra vitam Schwanzverlust erfolgt. Wenn dieser auch jetzt erfolgte, so konnte er natürlich nicht auf Autotomie beruhen, sondern mußte auf rein passive Kräfte zurückgeführt werden — und in der Tat erfolgte auch in beiden Fällen eine Schwanzruptur! Selbstverständlich kommt es sehr darauf an, wie fest man zupackt. Ich machte einen 3. Versuch, bei dem ich auf den Schwanz einen Zug von nur 5 g einwirken ließ und dann etwa mit gleicher Stärke zupackte, wie in den beiden 1. Versuchen — und auch hier kam es zur Ruptur. Der wesentliche mechanische Faktor scheint also nicht der Zug auf den Schwanz, sondern der lokale Druck bei Zupacken zu sein, und um so mehr hängt alles davon ab, wie fest man zugreift. Aber ich griff nicht fester zu, als man das bei Verfolgung einer Eidechse im allgemeinen, und vor allem gewiß nicht fester, als das eine Schlange oder Katze auf der Eidechsenjagd mit ihren Kiefern tun dürfte. Es ist daher klar, daß der Schwanz der Eidechsen auch passiv leicht verstümmelt werden kann. Der Eidechsen Schwanz ist, ich muß das gegenüber FREDERICQ betonen, wirklich schon an sich sehr brüchig; das schließt ja die Autotomie auf der anderen Seite nicht aus, ja es erleichtert sie doch eben. Aber ganz gewiß ist nicht jeder Fall von natürlicher Schwanzverstümmelung bei Eidechsen eine Autotomie. Bei kräftigen Individuen wird es wohl in der Regel beim Ergreifen am Schwanz immer zur Autotomie kommen, aber Individuen, die zur Autotomie zu schwach sind, können zweifellos ihren Schwanz auf rein passive Weise verlieren. Also — die Eidechsen können autotomieren, aber nicht jeder Schwanzverlust in der Natur ist eine Autotomie.

III. Kann die Autotomie bei den Lacertiliern als reiner Reflex verlaufen?

Die zur Nachprüfung der positiven Resultate FREDERICQ's und CONTEJEAN's von mir angestellten Experimente ergaben merkwürdigerweise durchwegs ein negatives Resultat.

No. 1. Fesselung nach FREDERICQ. Reizung des Schwanzes mit einer Flamme. Prompte Autotomie. Nun sofort Dekapitierung des Tieres und augenblickliche Wiederholung des Versuches, wobei der Rumpf am Vorderende gestreckt gehalten wird (wie das ja während des Lebens der Fall war). Es ist aber keine Autotomie mehr auszulösen.

No. 2. Fesselung nach FREDERICQ. Autotomie schon ohne jede besondere Reizung. (Aber nicht etwa infolge von Druck auf den Schwanz bei der Fesselung, sondern erst nach der Fesselung.) Dekapitierung. Es ist keine Autotomie mehr auszulösen.

No. 3. Prompte Autotomie bei leichtem Anfassen des Schwanzes. Nach der Dekapitierung (obwohl auch hier, wie übrigens bei all' diesen Versuchen, am enthaupteten Tier der nun fehlende Zug des ganzen Körpers vom Experimentator geleistet wurde), ebenfalls keine Autotomie mehr möglich.

No. 4. Autotomie vor, aber nicht mehr nach Dekapitierung.

No. 5. Autotomie vor, aber nicht mehr nach Amputation der vorderen Hälfte des Rumpfes.

No. 6. Fällt aus, wie No. 4.

Den Widerspruch zwischen diesen Resultaten und denen von FREDERICQ und CONTEJEAN vermag ich mir nicht gut zu erklären. Der Einwand, daß ich die Tiere immer schon vor der Dekapitierung einmal autotomieren ließ und sie so ermüdet haben mochte, ist gegenstandslos, da, wie ich feststellen konnte, überhaupt selbstamputationsfähige Tiere spielend mehrmals hintereinander autotomieren. Im Gegenteil, es war unerläßlich die Tiere vor der Dekapitierung autotomieren zu lassen, um so festzustellen, ob das jeweilige Versuchstier überhaupt selbstamputationsfähig war. Der Gegensatz zwischen meinen Ergebnissen und denen der genannten Autoren ist um so auffälliger, als nach CONTEJEAN das dekapitierte Tier infolge Wegfalls der Reflexhemmung noch prompter autotomiert, als das lebendige. Im Hinblick auf meine Versuchsergebnisse ist die im historischen Teil bereits erwähnte ursprüngliche Angabe FREDERICQ's¹⁾ be-

1) Siehe S. 233.

sonders interessant, daß nur nach Entfernung der Hemisphären die Autotomie noch vonstatten gehen könne, aber nicht mehr nach Dekapitierung. Sollte die Lösung des Widerspruches zwischen diesen Ergebnissen FREDERICQ's, mit denen die meinigen übereinstimmen, und den Resultaten CONTEJEAN's, die FREDERICQ später merkwürdigerweise ohne weiteres akzeptierte, darin liegen, daß die Autotomie nach Dekapitierung nur bisweilen erfolgt und daß eben CONTEJEAN solche Fälle beobachten konnte, während das FREDERICQ und mir versagt war? Dann allerdings wäre noch ein Problem, wie dieses wechselvolle Verhalten zu erklären sein mag. In jedem Falle will ich nicht in den Fehler verfallen, Resultate, an denen an sich kein Zweifel erlaubt ist, abzulehnen, lediglich weil ich sie nicht bestätigen kann, sondern in selbstverständlicher Anerkennung des methodologischen Satzes, daß das positive Ergebnis den Vorrang vor dem negativen hat, mit Rücksicht auf die Angaben CONTEJEAN's durchaus gelten lassen, daß die Autotomie als reiner Reflex verlaufen kann.

IV. Kann dieser Reflex nun auch ein psychogener sein? Spielt der Wille bei der Autotomie eine Rolle?

Bei den Versuchen in Pflasterfesselung befreite sich die Eidechse in einer Reihe von Fällen ohne direkte Reizung des Schwanzes, entweder auf Reize an Rumpf oder Extremitäten, oder überhaupt ohne jede besondere Reizung. Hier kann es sich um einen psychogenen Reflex gehandelt haben. Mit Sicherheit könnte ein solcher nur angenommen werden, wenn eine Autotomie auch ohne jede Berührung des Tieres, also auch ohne die Pflasterfesselung bisweilen erfolgen würde; ich halte es für ausgeschlossen im Hinblick auf die noch zu erörternde Mechanik der Autotomie. Die Autotomie ohne direkte Reizung des Schwanzes in der Pflasterfesselung aber kann auch anders, denn als psychogener Reflex aufgefaßt werden, einmal auch als gewöhnlicher durch den Zugreiz auf den Schwanz, den das gefesselte Tier selbst produziert, oder vielleicht auch durch die bloße Pflasterfesselung als Reiz¹⁾ ausgelöster Reflex, dann aber auch möglicherweise als Willenshandlung. Über die mögliche Beteili-

1) In den Fällen, in denen die Eidechse in Pflasterfesselung am Schwanz auch ohne besondere Reizung desselben autotomiert, ist es tatsächlich denkbar, daß bei verstärktem Zerren des Tieres die Pflasterfesselung selbst schließlich als Reiz wirkt. Dagegen kommt dies in den Fällen nicht in Betracht, in denen erst bei besonderer Reizung am Schwanz die Ruptur eintritt.

gung des Willens an der Autotomie läßt sich überhaupt nichts Sicheres aussagen.

V. Fallen die präformierten Bruchstellen mit den *loci minoris resistentiae* für Zug zusammen?

Die bei den Zerreißungsversuchen am toten Tiere (s. S. 263—265) gewonnenen Bruchstücke von Eidechsenchwänzen, also Bruchstücke, die das Produkt einer passiven Ruptur, und nicht einer Autotomie waren, unterwarf ich einem im anatomischen Teile dieser Arbeit zu schildernden Färbungs- und Aufhellungsverfahren, um festzustellen, wo jeweils bei dieser passiven Zerreißung die Ruptur erfolgt war, ob an den präformierten Bruchstellen, wie bei der Autotomie, oder an anderen Stellen. Es handelte sich also hier um das Problem, ob die präformierten Bruchstellen auch bei Zug die *loci minoris resistentiae* sind. Die Aufhellungspräparate ergaben nun, daß ausnahmslos der Bruch inmitten eines Wirbels erfolgte und zwar genau längs des Querspalt, der den Wirbel etwas cranial von seiner Mitte durchsetzt. Demgemäß zeigt jedes Schwanzstück (die Schwanzspitze natürlich ausgenommen) an seinen beiden Enden verschiedene Verhältnisse; am cranialen Ende schließt es mit einem längeren Wirbelfragment ab, als am caudalen, indem ja der Querspalt den Wirbel in eine kürzere craniale und längere caudale Hälfte teilt (s. Taf. 7, Fig. 1). Bei einer Ruptur fällt dann das kürzere Fragment dem caudalen Ende des Stumpfes, das längere dem cranialen Ende des Amputates zu, und nun ist ja jedes Bruchstück aus unseren Versuchen mit Ausnahme der Spitze mit Bezug auf sein caudales Ende ein Stumpf, mit Bezug auf sein craniales Ende ein Amputat. Man kann also an einem durch passive Zerreißen isolierten mittleren Schwanzabschnitt genau so, wie an einem durch zweimalige Autotomie isolierten mit Sicherheit das craniale und das caudale Ende ermitteln. Der Bruch erfolgt eben bei beiden Formen der Verstümmelung an den präformierten Stellen, die hier anders, als bei Krabben und Heuschrecken, sich auch mit dem *locus minoris resistentiae* für Zug decken. Aber die Übereinstimmung in dem Aussehen der Bruchstücke bei Selbstverstümmelung und passiver Zerreißen geht noch weiter. Als geradezu selbstverständlich wurde gar nicht erwähnt, daß auch bei letzterer der Bruch immer zwischen zwei Schuppenwirteln erfolgt an einer dünneren Stelle der Haut. Vor allem erscheint wichtig, daß bei beiden Formen der Verstümmelung ein Zerreißen der Muskelfasern selbst nicht stattfindet, daß sie viel-

mehr am Übergang in ihre Sehnen zerreißen (was schon seit FREDERICQ bekannt ist), so daß am cranialen Ende des Amputates die Muskeln reusenförmig hervorstehen (s. S. 239).

VI. Ist auch bei den Eidechsen (so, wie ich es bereits für die Blindschleiche nachwies) Autotomie an einem frei flottierenden Schwanzende unmöglich?

Die Angabe FREDERICQ's, daß bei Reizung des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes der Schwanz proximal von der Reizstelle, aber distal von der Fesselungsstelle abbreche, könnte dazu verführen, diese Frage zu verneinen.

Wie aber reizte FREDERICQ? Durch Kneifen. Damit aber schuf er einen weiteren Fixpunkt im Bereiche des distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzabschnittes. Also brach in seinen Versuchen in Wahrheit nicht ein flottierendes, sondern ein an zwei Punkten fixiertes Schwanzende. Der eine Fixpunkt war die Fesselungsstelle, der andere die Reizstelle.

Ich stellte nun in zahlreichen Fällen den Versuch an einem wirklich frei flottierenden Schwanzende. Ich reizte nämlich die distal von der Fesselungsstelle gelegene Schwanzpartie rein thermisch, durch Berühren mit einer Flamme, und dann erfolgte die Ruptur stets proximal von der Fesselungsstelle — zwischen 2 Fixpunkten: der Befestigung des Schwanzes am Rumpfe einerseits und der Fesselungsstelle andererseits. An einem frei flottierenden Schwanzstück war die Autotomie gerade so, wie bei der Blindschleiche nicht möglich.

Als ich nun einmal versuchsweise wie FREDERICQ reizte, d. h. durch Kneifen, und so einen Fixpunkt im Bereiche der distal von der Fesselungsstelle gelegenen Schwanzpartie schuf, brach der Schwanz ganz entsprechend auch distal von der Fesselungsstelle.

Wir kommen so zu folgenden Anschauungen über die Mechanik der Schwanzautotomie bei den Lacertiliern:

Der Schwanz bricht oberhalb der Reizstelle zwischen den nächstgelegenen 2 Fixpunkten. Zwischen diesen biegt er sich durch entsprechende Kontraktion seiner Muskulatur S-förmig aus, wobei er, wie ein Stab, den man über dem Knie zerbricht, an einem *locus minoris resistentiae* entzwei bricht. Solch ein *locus minoris resistentiae* findet sich jeweils in einer präformierten Bruchstelle. Auf den Bau der präformierten Bruchstellen wird im anatomischen Teile näher eingegangen werden (s. besonders S. 291—293).

VII. Gibt es eine Autotomie im Bereiche von Regeneraten? Sind am Regenerate applizierte Reize imstande Autotomie auszulösen?

Zahlreiche Versuche an Eidechsen mit regenerierten Schwänzen lehrten mich, daß bei dem Autotomieprozeß das Regenerat wohl als Reizaufnahmeorgan, aber nicht als Erfolgsorgan zu fungieren imstande ist. Am Regenerat applizierte Reize haben die gleiche Wirkung, wie solche, die auf den normalen Schwanzabschnitt einwirken, was ja auch ganz plausibel ist, da das Regenerat ebenso wie der normale Schwanzabschnitt mit sensiblen Nerven versehen ist. Niemals aber kann die Ruptur im Bereiche des Regenerates erfolgen. Hier, wo die Wirbelsäule durch ein gänzlich ungegliedertes Knorpelrohr vertreten wird, gibt es keine präformierten Bruchstellen mehr; die Festigkeit ist gegenüber dem normalen Schwanzabschnitte eine ganz bedeutende (vgl. meine Zerreißungsversuche an Regeneraten, S. 264). Der nachgewachsene Schwanz autotomiert nicht etwa „schwächer“, wie DAWYDOFF, und auch nicht „selten“, wie RIGGENBACH sicher irrtümlich angibt, sondern überhaupt nicht. Andererseits entspricht es aber ebenso wenig den Tatsachen, daß „eine zweite Selbstverstümmelung selten vorkomme“ (RIGGENBACH) oder „daß die Einrichtung nur ein Mal funktioniere“ (E. MÜLLER). Denn sofern nur der verbliebene normale Schwanzabschnitt nicht zu kurz ist, d. h. noch präformierte Bruchstellen enthält, kann ein Lacertilier mit Regenerat nicht nur einmal, sondern sogar eventuell noch mehrmals autotomieren. Zahlreiche entsprechende Versuche von mir ergeben das mit voller Sicherheit. Nur ein einziges Mal konnte ich eine Erscheinung beobachten, die von dem hier geschilderten Verhalten abweicht; es handelte sich zwar nicht um eine Ruptur im Bereiche des Regenerates, aber um eine Abstoßung des ganzen Regenerates, also um eine Ruptur an der Ansatzstelle desselben am normalen Schwanzabschnitte. Dieser enthielt, wie ich aus seiner Schuppenbekleidung entnehmen konnte, sehr wahrscheinlich die ersten $5\frac{1}{2}$ Schwanzwirbel. Da der fünfte Schwanzwirbel bei den Mauereidechsen meist noch keine präformierte Bruchstelle besitzt (die Begründung dieser Behauptung, sowie die Erklärung der vorigen über die Wirbelzahl wird aus dem anatomischen Teile zu entnehmen sein), so war hier offenbar eine Autotomie im Bereiche des normalen Schwanzabschnittes nicht gut möglich. An der Grenze dieses gegen das Regenerat gefaßt, machte das Tier gleichwohl heftige seitliche Krümmungsbewegungen. Und nun scheint die Stabilität der ungespaltenen Caudalwirbel größer

zu sein, als die der Ansatzstelle des Regenerates. So erfolgte eine Ruptur noch am ehesten hier. Doch war das offensichtlich ein Ausnahmefall. Die Regel wird sein, daß bei so hohem Ansätze des Regenerates gar keine Autotomie mehr möglich ist. Enthält dagegen der normale Schwanzabschnitt noch präformierte Bruchstellen, so kann, sofern das Tier nur kräftig genug ist, immer noch eine Autotomie im Bereiche des normalen Schwanzabschnittes erfolgen, und das ist dann eine Regel ohne Ausnahme.

VIII. Ein Lacertilier kann nicht nur mehrmals autotomieren, er kann auch mehrmals unmittelbar hintereinander autotomieren.

Meine Blindschleichen sowohl, wie die Eidechsen taten das in zahlreichen Versuchen bis zu 3- und 4mal.

IX. Theorie der automatischen Bewegungen der Amputate.

Die bisherigen Beobachtungen über automatische Bewegungen der Amputate kann ich sämtlich bestätigen; namentlich möchte ich hervorheben, daß ich regelmäßig auch an isolierten Regeneraten Bewegungen wahrnehmen konnte, wenn allerdings auch nur leise Vibrationen. Die bisherigen Erklärungsversuche für die betreffenden Phänomene, soweit solche überhaupt vorliegen, aber möchte ich nicht akzeptieren. Die automatischen Bewegungen amputierter Schwänze sind doch wohl keine Reflexbewegungen, denn wo wären die entsprechenden äußeren Reize, um die ja in manchen Fällen etwa eine Viertelstunde lang dauernden Bewegungen fortwährend von neuem auszulösen? Selbstverständlich sind an den Amputaten, so lange in ihnen das Rückenmark noch lebt, auch Reflexbewegungen möglich, was daraus hervorgeht, daß nach Erlöschen der automatischen Bewegungen noch eine Zeitlang auf besondere Reizung des Schwanzes Bewegungen sich einstellen. Aber die automatischen Bewegungen selbst, die sofort nach der Ruptur auftreten und allmählich immer schwächer werdend nach 10—15 Minuten aufhören, müssen anders aufgefaßt werden. Die einfachste Erklärung scheint mir, daß beim Bruch des Schwanzes das Rückenmark stark gereizt wird und nun eine Zeitlang heftige motorische Impulse von sich gibt, bis die Erregung abflaut. Diese Erklärung kommt jedoch nur für die Bewegungen normaler Schwanzstücke und solche Regenerate in Betracht, an denen noch ein Stück normalen Schwanzes hängt; denn

nur in diesen Fällen erfolgte eine Zerreiung funktionsfhigen Rckenmarkes. Bei der Isolierung von Regeneraten oder der Amputation eines Stckes von einem Regenerat wird ja nur das regenerierte Rckenmark verletzt, das anatomisch wie physiologisch hchst primitiv, vor allem aber deshalb physiologisch wertlos ist, weil von ihm keine Nerven entspringen (Alle Nerven des Regenerates entstammen dem normalen Schwanzabschnitt). So kann es auch keine motorischen Impulse aussenden. Die Bewegungen isolierter Regenerate knnen daher nur auf die Reizung der zahlreichen Nerven zurckgefhrt werden. Demgem sind diese Bewegungen auch nur sehr geringfgig und kurzdauernd.

X. Die Zweckmigkeit der natrlichen Schwanzverstmmelung bei den Lacertiliern liegt so klar auf der Hand, da ich ber sie kein Wort zu verlieren brauchte, wenn nicht E. MLLER (1896) Zweifel an ihr uern wrde im Hinblick darauf, da die verstmmelte Eidechse bis zur Vollendung des Regenerationsprozesses in ihren Bewegungen sehr unbeholfen und daher relativ stark gefhrdet sei.

Das hindert aber doch nicht, da durch die stattgefundene Verstmmelung der Eidechse damals das Leben bzw. die Freiheit gerettet wurde. Gewi ist sie spter eine Zeitlang strker gefhrdet als ein Individuum mit intaktem Schwanz, aber ohne den Schwanzverlust seiner Zeit wre sie doch nun schon lngst entweder tot oder gefangen.

Die groe Brchigkeit und die Selbstverstmmelungsfhigkeit des Lacertilierschwanzes haben als Schutzmittel gewi nur relativen aber doch zweifellos einen sehr bedeutenden Wert.

II. Teil.

Zur Anatomie des Lacertilierschwanzes.

1. Abschnitt.

Historisches und Problemstellung.

Das Verstndnis der Verstmmelungs- und Regenerationsvorgnge am Lacertilierschwanz ist naturgem mit der Kenntnis seines grberen und feineren Baues eng verknpft; systematische Regenerationsversuche an Lacertiliern erfordern eine weitgehende

Vertrautheit mit den anatomischen Eigentümlichkeiten des Schwanzes. Vor allem handelt es sich dabei um die Struktur der Wirbelsäule, deren auffallendste Eigentümlichkeit die im I. Teile der Arbeit bereits erwähnten präformierten Bruchstellen sind. Ein erstes anatomisches Problem, wichtig für das Verständnis der Mechanik der Anatomie sowohl wie auch für das Wesen der Regenerationsvorgänge, ist die Struktur dieser präformierten Bruchstellen. Von CUVIER (1824) rührt die Entdeckung der normalen Querteilung der Lacertilierschwanzwirbel her. HYRTL (1853) hat dann 29 Jahre später über die „normale Querteilung der Saurierwirbel“ eine systematische Untersuchung veröffentlicht, die sich auf Scincoiden, Chalcididen, Geckonen und neuweltliche Iguaniden, sowie Lacertiden, also auch auf die Familie bezieht, zu der unsere einheimischen Lacertilier gehören; auf die Lacertaarten selbst aber, wie ich sie Regenerationsversuchen und dementsprechend auch der anatomischen Untersuchung unterzog, erstreckt sich HYRTL's Arbeit nicht. Die allgemeinen Resultate dieser Arbeit sind, daß bei den genannten Familien entweder alle Caudalwirbel mit Ausnahme der vordersten oder nur die mittleren Caudalwirbel eine Querteilung aufweisen, die den ganzen Wirbel, sowohl Körper, wie Bogen betrifft, so daß jeder Wirbel in zwei Segmente zerfällt. „Die Querteilung der Wirbel entspricht entweder der Mitte derselben, oder der Vereinigungsstelle ihres vorderen und mittleren Drittels.“ Die beiden Segmente sind demnach entweder gleich groß, oder das caudale ist das längere. „Ist der Wirbel mit Querfortsätzen versehen, so nehmen beide Segmente an der Bildung derselben Anteil, indem das hintere Segment den Hauptbestandteil des Querfortsatzes abgibt, das vordere aber eine schmale Leiste aus sich herauswachsen läßt, welche sich an den vorderen Rand des Querfortsatzes als Ergänzungsstück anlegt.“ ... — Die Vereinigung der beiden Wirbelsegmente erfolgt durch eine Synchronrose. Dies ist die einzige Angabe HYRTL's, welche in der Folgezeit bestritten wurde. Nach GEGENBAUR (1862) nämlich besteht zwischen beiden Segmenten ein klaffender Spalt, über dessen plane Knochenflächen sich höchstens einige dünne Periostlamellen hinziehen. Diesen strittigen Punkt näher zu untersuchen und womöglich aufzuklären, stellte sich mir als erste anatomische Aufgabe dar.

Die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Angaben vorausgesetzt, mußte sich die Frage erheben, wodurch dann die beiden Wirbelsegmente überhaupt zusammengehalten würden, ob nur vom Periost

oder vielleicht in der Weise, daß der Spalt nicht die ganze Dicke des Wirbels durchsetzte, die Spalthälften also stellenweise wenigstens miteinander zusammenhängen. Hier soll nun nach GEGENBAUR, der es bestätigt, schon HYRTL genau angegeben haben, daß der Spalt nicht durch die ganze Dicke des Wirbelkörpers dringe; ich habe die Angabe in dieser Form aber bei HYRTL nicht finden können. Im Gegenteil: als das typische Verhalten bezeichnet dieser eine „vollkommene Querteilung“. „Bei *Scincus officinalis*“, sagt er, „ist am achten, neunten und zehnten Schwanzwirbel die Teilung als Verwachsungswulst angedeutet¹⁾, der elfte bis vierzehnte Wirbel vollkommen quer geteilt“, und an anderer Stelle dann „*Eutropis multifasciata* zeigt an den vorderen Caudalwirbeln, mit Ausnahme der 5 ersten, vollständige Teilung, an den hinteren Kreismulden an der verwachsenen Teilungsstelle.“ Diese Kreismulden sind eben der äußerliche Ausdruck des peripheren Zusammenhanges der beiden Spalthälften, der also nach HYRTL keineswegs das typische Verhalten darstellt. Um so dringender schien es mir geboten, das mir vorliegende Material auf diesen Punkt hin zu untersuchen. Mein zweites anatomisches Problem lautet somit: Durchsetzt der Spalt bei *Lacerta* die ganze Dicke des Wirbels, oder nicht?

Bei den von ihm untersuchten Arten hat HYRTL jeweils ermittelt, welche Caudalwirbel die Querteilung aufweisen, bzw. an welchem Caudalwirbel diese beginnt. Diese Frage auch für meine Versuchstiere (*L. muralis* und *L. agilis*) beantwortet zu haben, war für mich im Hinblick auf eine Versuchsserie erforderlich, deren Zweck es war, zu ermitteln, ob auch bei Amputation im Bereiche ungespaltener Schwanzwirbel eine Regeneration eintritt. Nun existierte auf diese Frage auch schon eine Antwort. LEYDIG (1872) gibt nämlich an, daß bei den Eidechsen (*Lacerta*) die Querteilung am 7. Caudalwirbel beginne. Diese Angabe ist meines Wissens nie nachgeprüft, aber allgemein angenommen worden. So sagt FRAISSE (1885): „... LEYDIG gebührt unbedingt das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, daß gerade in der Gegend des 7. Caudalwirbels, an welchem die Querteilung beginnt, der *locus minoris resistentiae* zu suchen ist ...“ Er fügt hinzu, daß die Ruptur des Schwanzes meist an dieser Stelle erfolge. Mir fielen nun aber unter mit regenerierten Schwänzen eingefangenen Eidechsen Individuen auf,

1) Die Sperrungen in diesem Zitat rühren von mir her.

bei denen die Regenerate so nahe der Schwanzwurzel ansetzten, daß es mir zweifelhaft erschien, ob in diesen Fällen wirklich die autotomierbare Zone des Schwanzes erst am 7. Caudalwirbel und nicht schon früher begonnen habe. Aber vollends das Röntgen-Bild eines Schwanzes von *Lacerta muralis*, das den Beginn der Querteilung auf das deutlichste schon am 5. Caudalwirbel zeigte, ließ es als gegeben erscheinen, nunmehr auch die Frage, an welchem Caudalwirbel bei *Lacerta agilis* und *Lacerta muralis* die Querteilung beginnt, zum Gegenstand einer systematischen Untersuchung zu machen.

Die Lösung dieses dritten Problems vorausgesetzt, war noch eine weitere Frage zu beantworten, ehe an eine zweckvolle Durchführung der betreffenden Regenerationsversuche zu denken war: Gibt es ein Mittel, um sich am unverletzten Eidechsen Schwanz durch bloße Ermittlung der Schuppenwirtelzahl über die absolute Anzahl der Schwanzwirbel in einem vorliegenden Schwanzstück zu orientieren? Besteht eine Beziehung zwischen Wirtel- und Wirbelzahl? RABL (1896) gibt im Vorwort zu seiner Theorie des Mesoderms an, daß man aus der Zahl der Schuppenwirtel eines Eidechsen Schwanzes einen annähernd sicheren Schluß auf die Zahl seiner Wirbel ziehen könne. (1906 teilt dann GROSSER mit, daß bei *L. viridis* 2 Schuppenringe auf einen Schwanzwirtel entfallen. GROSSER hat diesen und ähnliche Befunde bei Reptilien mit der Frage der Existenz einer Metamerie der Reptilienschuppen in Verbindung gebracht. 1910 veröffentlichte dann — offenbar ohne Kenntnis der GROSSER'schen Arbeit — STEHLI gleichartige Beobachtungen, die er im Sinne einer ursprünglichen metameren Anordnung der Reptilienschuppen deutet, wobei ich auf gewisse Einwände GROSSER's hinweisen möchte, die demgegenüber in Betracht kommen. Näher auf das Problem einzugehen, liegt nicht im Rahmen meiner Arbeit. Neuerdings (1917) ist noch eine ausführliche Untersuchung über die Dermatomerie der Eidechse von VAN TRIGT gemacht worden, die auf recht komplizierte Verhältnisse hindeutet.)

Mit der ebengenannten ist die Frage verwandt, wie man äußerlich am Eidechsen Schwanz die vertebralen und intervertebralen Abschnitte bestimmen könne, was für diejenigen meiner Regenerationsversuche von Bedeutung war, durch die ermittelt werden sollte, ob bei intervertebraler Amputation die Regeneration in gleicher Weise statthabe, wie bei der natürlichen intravertebralen.

Für diese Regenerationsversuche war ferner von Wichtigkeit zu wissen, wie die Intervertebralgegend an der Schwanzwirbelsäule der

Eidechse beschaffen ist. Die Angaben hierüber in der Literatur sind ungenügend und widersprechen sich zum Teil. GEGENBAUR gibt in seinen Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Amphibien und Reptilien an, daß bei erwachsenen Eidechsen die Wirbel gelenkig verbunden sind. Er sagt das zwar nicht ausdrücklich, aber es geht aus folgenden Sätzen klar hervor: „Eine völlige Trennung mit Bildung der Gelenkhöhle erfolgt erst in späteren Stadien“ und: „Bei der Natter scheint die Differenzierung rascher vor sich zu gehen, als bei der Eidechse. Einjährige Exemplare der letzteren zeigten noch keine vollendeten Gelenkflächen, die Grundsubstanz des Knorpels war nirgends unterbrochen, nur die Zellen zeigten durch die Richtungsverhältnisse ihrer Längsachse Kopf und Pfanne an.“ Also nach GEGENBAUR sind die Eidechsenwirbel embryonal und in den Jugendstadien durch einen kontinuierlichen Intervertebralknorpel, später gelenkig untereinander verbunden. TORNIER gibt im Handwörterbuch der Naturwissenschaften an, daß sich zwischen den Schwanzwirbeln vieler Eidechsen einfache Bandscheiben befinden; ebenso verhält es sich nach ihm beim Krokodil. BÜTSCHLI macht in seiner Vergleichenden Anatomie wieder andere Angaben. Nach ihm persistiert der Intervertebralknorpel in Form einer Art von Menisci bei den placoiden Reptilien (Krokodilen und Schildkröten). Von einem zeitlebens erhaltenen Intervertebralknorpel bei Eidechsen sagt er nichts. Aber H. MÜLLER (1864) gibt dies in seiner vorzüglichen Abhandlung bereits ausdrücklich an und belegt diese Angabe mit der Abbildung eines Sagittalschnittes durch Eidechsen Schwanzwirbel, übrigens der einzigen derartigen Abbildung, die meines Wissens bisher existiert. „Vielleicht ist dafür“, sagt er, „daß diese Trennung in der Regel durch die Querspalte des Wirbels zu gehen scheint, noch ein anderer Punkt bemerkenswert. Es sind nämlich die Schwanzwirbel der Eidechsen wenigstens sehr häufig nicht durch Gelenke verbunden, sondern der Intervertebralknorpel verbindet je 2 Wirbel unmittelbar, ohne daß es zur Bildung einer Höhle gekommen ist. . . .“ Angesichts dieser Sachlage war es selbstverständlich, daß ich auch die Intervertebralregion ganz besonders in den Kreis meiner Untersuchungen zog.

Schließlich ergab sich noch die Gelegenheit, im Laufe dieser Untersuchungen noch einige weitere Punkte aus der Anatomie der Schwanzwirbelsäule bei den Lacertiliern genauer aufzuklären, die in keinem direkten Zusammenhange mit meinen Versuchen standen, aber

zum Teil wenigstens für die genaue Vorstellung von dem Selbstverstümmelungsvorgänge nicht ganz ohne Bedeutung sind.

Es handelt sich hier vor allem um das Verhalten der Querfortsätze, von denen ja schon HYRTL ermittelte, daß sie an der Querteilung der Wirbel Anteil haben. Über die Querfortsätze bei *Lacerta* finden sich genauere Angaben bei LEYDIG und GOETTE (1897) auf die, ebenso wie die von HYRTL, ich bei der Darstellung meiner eigenen Resultate noch zurückkommen werde.

Bezüglich der Hämapophysen besteht eine Kontroverse zwischen LEYDIG und HUXLEY einerseits, die die unteren Bögen dem jeweils cranialen Wirbel und GEGENBAUR und OWEN andererseits, die ihnen eine intervertebrale Stellung zuweisen. Über diesen Punkt war also noch Aufklärung zu schaffen.

Weiterhin war die Angabe LEYDIG's nachzuprüfen, daß bei *Lacerta* die Hämapophysen am 3. (bzw. zwischen 3. und 4.) Caudalwirbel beginnen.

Ferner war der sogenannte sekundäre Dornfortsatz, zu dem sich, wie HYRTL und später LEYDIG angibt, der Wirbelbogen an der Stelle der Querteilung erhebt, noch genauer zu studieren.

Schließlich wurde noch das Ende der Wirbelsäule näher in Betracht gezogen, das nach FRAISSE deutlich knorpelig ist, was immerhin bemerkenswert wäre.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Material und Technik.

Das Material meiner anatomischen Untersuchungen, *Lacerta agilis* L. und *Lacerta muralis* LAUR., waren diejenigen Eidechsenarten, mit denen ich Regenerationsversuche anstellte. Es handelte sich durchwegs um vollkommen erwachsene Tiere, Mauereidechsen von 5—7 cm und Zauneidechsen von etwa 8 cm Rumpflänge, so daß die gefundenen Formzustände nicht etwa Jugendstadien darstellen.

Die Technik der Untersuchung war teilweise neuartig und muß daher, sowie wegen ihrer Schwierigkeiten überhaupt ausführlicher beschrieben werden. Eine erfolgreiche anatomische Untersuchung der Schwänze unserer einheimischen Eidechsen mit Messer und Pincette ist der Kleinheit und Brüchigkeit des Objektes wegen ausgeschlossen. Es kommt von den gangbaren makroskopischen

Methoden nur die Maceration in Betracht. Aber auch diese ist nicht gut brauchbar, einmal weil sie die einzelnen Wirbel aus ihrem Zusammenhange reißt und ferner weil sich Beschädigungen des Skeletes bei ihr nicht vermeiden lassen; so fallen z. B. die Hämapophysen bei der Maceration leicht ab, wodurch es unmöglich wird, mit der Macerationmethode festzustellen, an welchem Schwanzwirbel die unteren Bögen beginnen.

Es mußten also zur Erforschung der makroskopischen Verhältnisse andere Wege eingeschlagen werden. Ich fand diese in der Röntgenphotographie¹⁾ der in Formol fixierten Schwänze und in dem Totalfärbungs- und Aufhellungsverfahren von LUNDVALL-SPALTEHOLZ, auf das ich gleich näher eingehen werde.

Die beiden Methoden ergänzten sich in glücklichster Weise. An den Aufhellungspräparaten mußten die Schuppen meist entfernt werden. Für die Abklärung der Beziehungen zwischen Wirbel- und Wirtelzahl kamen daher in erster Linie die Röntgenaufnahmen in Betracht, auf denen außer der Wirbelsäule auch die einzelnen Wirtel sich scharf markieren. Der Beginn der Querteilung der Wirbel war an den Aufhellungspräparaten nicht festzustellen, dagegen gelang dies in einigen Fällen an den Röntgenbildern. Die Aufhellungspräparate aber gestatteten einen genauen Einblick in alle feineren Formverhältnisse: die Ansatzstelle der Hämapophysen, das Verhalten der Querfortsätze, die Verbindungsweise der Schwanzwirbel, die Ausbildung der sekundären Dornfortsätze und das Verhalten der Schwanzspitze.

Die Präparate wurden einem Färbungs- und Aufhellungsverfahren unterworfen, das von LUNDVALL (1904—1905) in die anatomische Technik eingeführt und von SPALTEHOLZ (1911—1914) weiter entwickelt und verbessert wurde. Das Verfahren, ursprünglich zur Demonstration embryonaler Skelete bestimmt, wurde später von SPALTEHOLZ in den Dienst auch anderer anatomischer Aufgaben gestellt und hat sich auch als vorzüglich erwiesen, zur Lösung der Probleme der vorliegenden Arbeit beizutragen. Das Prinzip ist eine elektive Färbung des Knorpels mit Methylgrün und des Knochens mit Alizarin (LUNDVALL) und eine weitgehende Aufhellung auch der kompaktesten Objekte mit einem Schwefelkohlenstoff-Benzolgemisch

1) Die Aufnahmen wurden im Röntgeninstitut der chirurg. Klinik des Kantonsspitals Zürich, Leiter Herr Dr. H. SCHINZ, gemacht.

(LUNDVALL) bzw. mit einem Gemisch von ätherischen Ölen (SPALTEHOLZ), namentlich von Wintergrünöl und Isosafrol. Das Verfahren von SPALTEHOLZ unterscheidet sich also von dem älteren von LUNDVALL vor allem durch die aufhellende Endflüssigkeit. Die übrigen Unterschiede sind weniger wesentlich. Beide Verfahren beginnen mit einer 48stündigen Fixierung in Formol. Daran schließt sich bei LUNDVALL eine Nachbehandlung mit 95%igem Alkohol, bei SPALTEHOLZ ein Bleichprozeß mit Wasserstoffsuperoxyd¹⁾; sodann folgt in beiden Verfahren die Färbung, darauf die Entwässerung in steigendem Alkohol, darauf als Intermedium Benzol und hieraus die Überführung in die Endflüssigkeit.

Ich selbst fand für meine Zwecke eine Kombination und leichte Modifikation der beiden Verfahren am passendsten. Das Schwefelkohlenstoff-Benzolgemisch gab mir keine brauchbaren Resultate. Ich wählte deshalb als Endflüssigkeit ein Gemisch von Isosafrol und Wintergrünöl nach SPALTEHOLZ. Das passende Verhältnis dieser beiden Flüssigkeiten zueinander im Gemisch ist für jede Species und jedes Organ ein rein empirisches und muß durch Ausprobieren ermittelt werden. Da SPALTEHOLZ für ganze Frösche und Fische ein Mischungsverhältnis von Isosafrol: Wintergrünöl = 5:27 angibt, glaubte ich probeweise zweckmäßig von einem Verhältnis Isosafrol: Wintergrünöl = 5:25 ausgehen zu sollen, um dann durch probeweisen Zusatz sei es von Wintergrünöl, sei es von Isosafrol das optimale Mischungsverhältnis herauszufinden. Es ergab sich aber, daß eine Änderung des gewählten Mischungsverhältnisses weder in der einen noch in der anderen Richtung bessere Resultate zu ergeben vermochte, als mit dem genannten zu erzielen war, weshalb ich dieses dann später auch beibehielt. Die Objekte wurden vollkommen durchsichtig und blieben dauernd in diesem Zustande. Was die Färbung betrifft, so färbte ich, sofern ich nicht nur Knochenfärbung vornahm, zuerst mit Methylgrün und dann mit Alizarin, da im hiesigen Zoologischen Institut mit diesem Vorgehen (LUNDVALL gibt eine umgekehrte Reihenfolge an) bessere Erfahrungen gemacht worden waren. Das Methylgrün nahm ich in viel stärkerer Konzentration, als LUNDVALL vorschreibt. Herr Dr. H. STEINER empfahl mir eine 30mal so starke Lösung; mit der von LUNDVALL angegebenen Konzentration hatte er keine befriedigenden Resultate

1) LUNDVALL hat später auch einen Bleichprozeß in sein Verfahren aufgenommen.

erzielen können. (Da sich seine Untersuchungen ebenfalls auf embryonale Skelete bezogen hatten, wird diese Abweichung vielleicht einer Verschiedenheit des verwandten Handelsproduktes zuzuschreiben sein. Wir hier im Zoologischen Institut der Universität Zürich verwenden Methylgrün von Dr. GRÜBLER & Co. in Leipzig.) Ich nahm daher von vornherein folgende Lösung:

Methylgrün	3 g
70% Alkohol	100 ccm
Eisessig	2—3 Tropfen

und färbte direkt in dieser Lösung 24 Stunden lang. Sodann wurde die Farbe mit 70% und 95% Alkohol alternierend ebenfalls etwa 24 Stunden lang ausgewaschen. Das Resultat war nie eine Überfärbung, sondern stets eine mäßige, manchmal eher schwache, distinkte Grünfärbung des Knorpels. Die Knochenfärbung mit Alizarin nach LUNDVALL gab mir keine besonders guten Resultate. Ausgezeichneten Erfolg hatte ich dagegen, als ich das Alizarin in der von SPALTEHOLZ 1914 empfohlenen Weise anwandte: wochenlange Färbung in wesentlich schwächeren, sauren Alizarinlösungen. LUNDVALL'S Lösung A enthält einen Teil gesättigte alkoholische Alizarinlösung auf 9 Teile 70% Alkohol. Ich verwandte in Anlehnung an SPALTEHOLZ eine 4mal so schwache saure Alizarinlösung:

Gesättigte rein alkohol. Alizarinlösung	1 ccm
Alcoholus absolutus	39 „
Eisessig	5 Tropfen.

Das verwandte Alizarin war, da mir das von SPALTEHOLZ empfohlene Alizarinum crystallisatum nicht zur Verfügung stand, „Alizarin trocken“ von KAHLBAUM. Die Erfolge waren, wie gesagt, vorzüglich. Eine Mitfärbung der anderen Gewebe trat zwar hier und da ein, störte aber gar nicht, da nach der Aufhellung auch hier nur das Knochenskelet in schönem Rot scharf hervortrat. Ich solchen Fällen, wie LUNDVALL (1912) in einer neueren Arbeit empfiehlt, den Farbstoff aus den anderen Geweben mit schwach essigsauerm Alkohol auszuziehen, möchte ich dringend widerraten, da ich mich überzeugen mußte, daß unter dieser Prozedur auch die Knochenfärbung ziemlich beträchtlich leidet.

Die dem Aufhellungsverfahren zu unterwerfenden Eidechsen-schwänze müssen (am besten nach der Fixierung) entschnippt werden, wobei große Vorsicht am Platze ist; es brechen sonst leicht die

Wirbel an den präformierten Stellen. Man geht am besten so vor, daß man Schuppenwirtel für Schuppenwirtel mit einer feinen Schere spaltet und dann vorsichtig abzieht, wobei unbedingt darauf geachtet werden muß, daß die ganze Schwanzmuskulatur umhüllende Fascie nicht mitgeht, sondern die Muskulatur zusammenhaltend auf dieser liegen bleibt, sonst wird unweigerlich auch Muskulatur mitgerissen, und dann ist eine Wirbelruptur kaum zu vermeiden.

Ich darf nun wohl das Verfahren, wie es sich speziell für die Lacertilierschwänze bewährte, noch einmal kurz zusammenfassen:

1. Fixieren in 4% Formol 48 Stunden lang,
2. Entschuppen,
3. Bleichen in neutralem H_2O_2 24—48 Stunden lang,
4. Auswaschen in fließendem Wasser 12—24 Stunden lang,
5. 70% Alkohol 24 Stunden lang.

Nun entweder Einfachfärbung
mit Alizarin

oder Doppelfärbung mit
Methylgrün-Alizarin.

6. 95% Alkohol 24 Stunden,
7. Abs. Alkohol 24 Stunden,
8. Alizarin 2 Wochen lang,
9. Abs. Alkohol 24 Stunden,

- 5a. Methylgrün 24 Stunden,
6. Alternierend 70% und 95%
Alkohol 24 Stunden lang,
7. Abs. Alkohol 24 Stunden lang,
8. Alizarin 2 Wochen lang,
9. Abs. Alkohol 24 Stunden lang,

10. Benzol (2 mal wechseln) 2—3 Tage lang,
11. Einlegen in die Endflüssigkeit.

Die ganze Prozedur dauert also etwa 4 Wochen.

Wenn das Aufhellungsverfahren auch gestattete, Knochen und Knorpel im groben auseinanderzuhalten, so ist es doch klar, daß für die Aufklärung feinerer Verhältnisse, für den Nachweis von Spuren von Knorpel, namentlich im Innern der Wirbel, die mikroskopische Untersuchung von Schnittserien unerlässlich war. Auch für die Frage, an welchem Caudalwirbel die Querteilung beginnt, waren diese in letzter Linie entscheidend, da ja, wie schon erwähnt, dieses an den Aufhellungspräparaten gar nicht und an den Röntgenaufnahmen nicht immer mit Sicherheit festzustellen war.

Aber durch Schnittserien allein den Beginn der Querteilung festzustellen, wäre außerordentlich schwierig und zeitraubend gewesen, da man, um immer zu wissen, welcher Wirbel geschnitten sei, vom Becken an hätte schneiden müssen. Hier leisteten die

Röntgenaufnahmen einen sehr wertvollen Dienst. Sie gestatteten, aus einem vorliegenden Objekte an Hand seiner Röntgenphotographie einige ganz bestimmte Wirbel herauszuschneiden. Zu diesem Zwecke wurden Schwanzstümpfe mit Becken in Formol fixiert und dann Röntgenaufnahmen von ihnen gemacht. Vom Becken ausgehend konnte man dann auf der Röntgenplatte die absolute Zahl der Wirbel in dem Objekte zählen. Da ferner die Schuppenwirbel sich auf der Platte deutlich abzeichnen, läßt sich mit Leichtigkeit ermitteln, wieviel Wirbel einer bestimmten Wirbelzahl entsprechen, und dann kann man unter Abzählung der Wirbel aus dem Objekt die gewünschten Wirbel herauszuschneiden. (In einem derartigen Schwanzstumpf seien $12\frac{1}{2}$ Caudalwirbel enthalten. Auf die Strecke vom Ende des Stumpfes bis zur Grenze zwischen 6. und 7. Caudalwirbel mögen 12 Schuppenwirbel entfallen, 6. und 5. Caudalwirbel von 4 Wirbeln umgeben sein, dann würde man, um diese beiden Wirbel zu erhalten mit einer scharfen Schere 12 Wirbel oberhalb des Stumpfendes und 4 Wirbel oberhalb davon ein Stück des Schwanzes herauszuschneiden.) Auf diese Weise isolierte ich die kritischen Wirbel zu zweien oder zu dreien (5. u. 6., 5., 6. u. 7., 6. u. 7. oder 6., 7. u. 8. Caudalwirbel). Diese Objekte waren dann leicht in Schnitte zu zerlegen. Allerdings mußten auch bei diesen relativ kleinen Stücken ihrer großen Härte und Kompaktheit wegen alle histologisch-technischen Prozeduren recht lange dauernd vorgenommen werden: Entkalkung, Färbung (am besten Stückfärbung in Hämalalaun mehrere Tage lang), Entwässerung und das Verweilen in Paraffin (bis zu 36 Stunden). Auch mußten die Schnitte etwa $20\ \mu$ dick gewählt werden, was in den oberen Schwanzregionen, wo es sich im wesentlichen um topographische Probleme handelte, aber kein Nachteil war. In der mittleren Schwanzregion, deren Schnittserien zur Aufklärung histologischer Probleme dienten, ließ sich eine Schnittdicke von nur $15\ \mu$ erzielen. Die Fixierung erfolgte, von den erwähnten röntgenisierten Formolpräparaten abgesehen, durchwegs in ZENKER'scher Lösung, die Entkalkung mit 10% salpetersaurem Alkohol, die Färbung entweder als Stückfärbung mit Hämalalaun oder als Schnittfärbung mit Hämatoxylin. Außerdem wurden viele Schnitte der elektiven Knorpelfärbung mit Bismarckbraun unterworfen.

Die Zeichnungen von Aufhellungspräparaten wurden mit dem Embryographen, die von Schnittpräparaten mit dem ABBE'schen

Zeichenapparat angefertigt.¹⁾ Auf den letzteren ist das Knochenmark als für die untersuchten Probleme ganz unwesentlich etwas schematisiert.

2. Kapitel. Ergebnisse.

A. Die Beschaffenheit des Wirbelspalt.

I. Geht der Spalt durch die ganze Dicke des Wirbels?

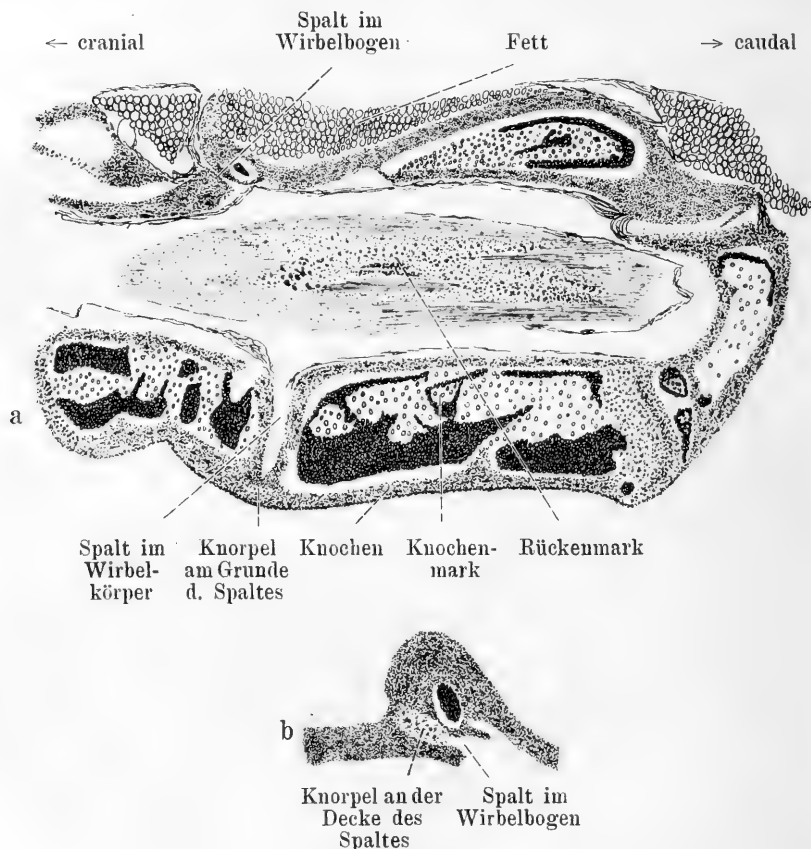
Sagittal- und Frontalschnittserien durch quergeteilte Schwanzwirbel lassen als das typische Verhalten eine nicht vollkommene Durchdringung des Wirbels durch den Spalt erscheinen. Dieser durchsetzt weder den Wirbelkörper, noch den Wirbelbogen ganz, indem die beiden Wirbelhälften durch einen peripheren Ring zusammenhängen (s. Textfig. D). Hier und da durchsetzen Brücken den Spalt (s. Textfig. E). Es kommt auch vor, daß stellenweise die Spalthälften des Wirbelkörpers gegen den Wirbelkanal hin zusammenhängen. In einer Reihe von Fällen erscheint auf meinen Präparaten der erwähnte Ring stellenweise unterbrochen, so daß dann die Spalthälften nur durch das Periost zusammengehalten werden (wie in Textfig. F). Häufiger ist dies auf den Frontalschnitten (also an den Seiten), als auf den Sagittalschnitten (also dorsal und ventral); regelmäßig zeigt der Ring eine Unterbrechung da, wo die Querfortsätze abgehen, d. h. zwischen den beiden Zacken des Querfortsatzes. Es ist möglich, daß dieses Verhalten ein Kunstprodukt ist; der periphere Ring, der die beiden Spalthälften zusammenhält, ist nur sehr schmal, und es läßt sich sehr gut denken, daß er, sei es beim Entschuppen, sei es beim Schneiden der Objekte stellenweise bricht und der Spalt dann dort die ganze Dicke des Wirbels zu durchsetzen scheint. Immerhin dürfte an der Abgangsstelle der Querfortsätze wenigstens eine vollkommene Durchdringung des Wirbels durch den Spalt auch in natura anzunehmen sein (s. Textfig. Ga u. b).

1) Die Vergrößerung der histologischen Zeichnungen ermittelte ich jeweils mit dem Objektmikrometer. Es ergab sich für

LEITZ Obj.	3	Okul.	1	Tubuslänge	100 mm	eine Vergr.	von	1 : 55
"	"	"	3	"	100	"	"	1 : 100
"	Ölimm.	"	1	"	170	"	"	1 : 800
"	"	"	3	"	170	"	"	1 : 1300.

II. Wie ist der periphere Ring beschaffen, der die Spalthälften zusammenhält? Sind diese im übrigen durch eine Synchronrose verbunden?

Der periphere Ring, an dem die beiden Spalthälften zusammenhängen, ist nicht wie man bisher auf Grund von GEGENBAUR's bloßer



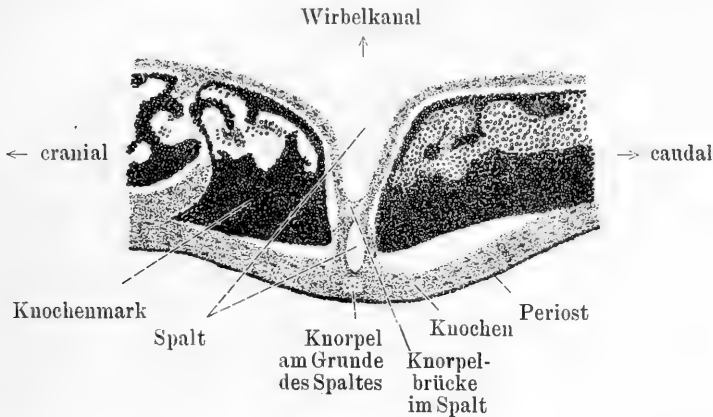
Textfig. D.

Sagittalschnitt durch einen gespaltenen Schwanzwirbel von *Lacerta muralis*.

55:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper nicht ganz, beide Spalthälften hängen am Grunde des Spaltes zusammen. An dieser Stelle befindet sich Knorpel (typisches Verhalten). Der Wirbelbogen wird vom Spalte ganz durchsetzt (Kunstprodukt?). Die Ergänzungsfigur b zeigt bei 100facher Vergrößerung das typische Verhalten des Wirbelbogens, wie es die meisten übrigen Schnitte derselben Serie darbieten: der Spalt durchsetzt auch den Wirbelbogen nicht ganz, an der Decke des Spaltes, wo die beiden Wirbelhälften zusammenhängen, befindet sich Knorpel.

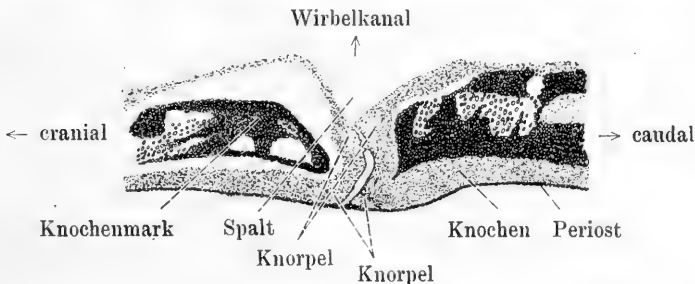
Angabe, der Spalt durchsetze nicht die ganze Dicke des Wirbels, sich vorstellen mochte, knöchern, sondern er ist knorpelig. Der geringen Dicke und Breite des Ringes entsprechend findet man ihn auf Schnitten immer nur durch wenige Knorpelzellen repräsentiert, aber regelmäßig sind diese mit starker Vergrößerung nachzuweisen, und fast immer



Textfig. E.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

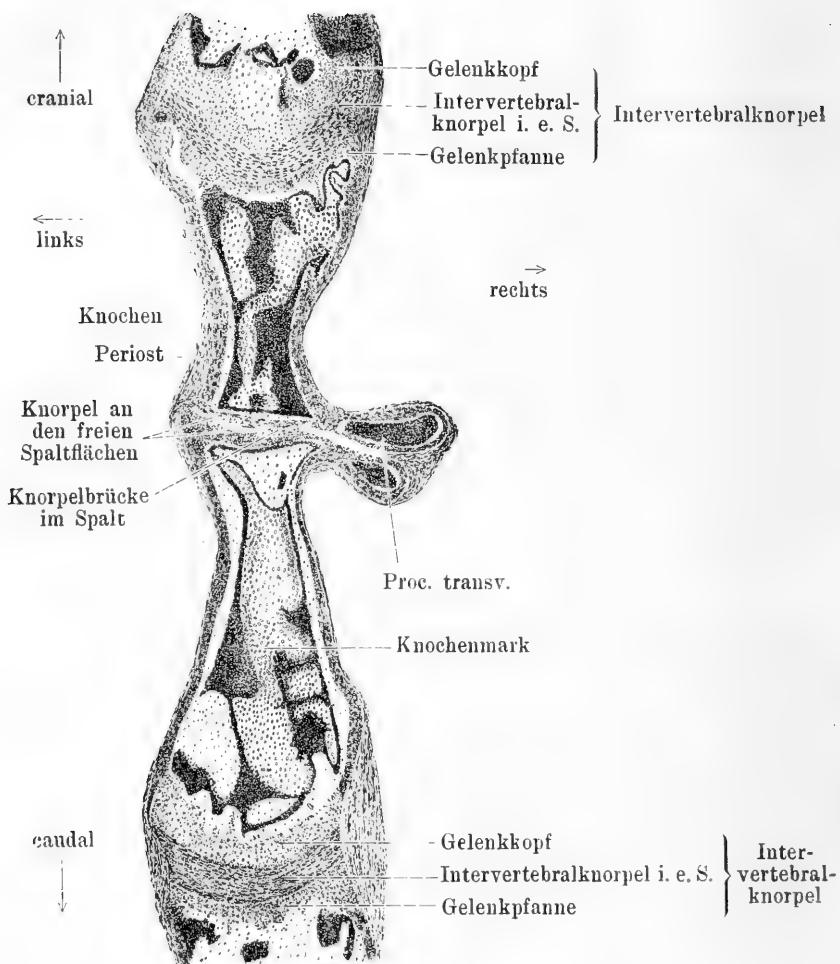
Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper nicht ganz. Beide Wirbelhälften hängen am Grunde des Spaltes zusammen. An dieser Stelle befindet sich Knorpel. Ferner durchsetzt eine Knorpelbrücke den Spalt ungefähr in der Mitte.



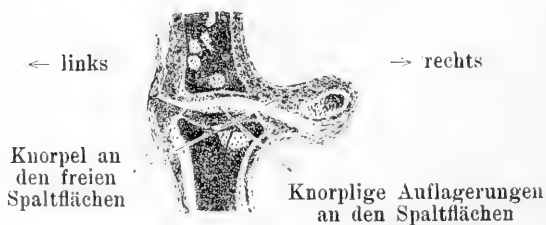
Textfig. F.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Der Spalt durchsetzt den Wirbelkörper ganz. Beide Wirbelhälften werden nur vom Periost zusammengehalten (Kunstprodukt?). An den Stellen, an denen die Spalthälften sonst am Grunde des Spaltes zusammenhängen, ist auch hier Knorpel nachzuweisen, außerdem an den freien Spaltflächen mehr gegen den Wirbelkanal hin an einer Stelle, die der Knorpelbrücke in Textfig. E entspricht.



a



b

Textfig. G (Erklärung hierzu siehe nächste Seite).

fallen sie auch bei schwacher Vergrößerung schon auf (s. Textfig. H).

Stellenweise findet sich Knorpel auch an den freien Spaltflächen der Halbwirbel (s. Textfig. F). Stellenweise bildet er auch knopf-förmige Auflagerungen auf diesen (s. Textfig. G b). Stellenweise findet sich Knorpel im Spalt, diesen überbrückend und so die beiden Halbwirbel noch besonders verbindend (s. Textfig. E u. G a). Daß auch an solchen Wirbeln, bei denen der Spalt (in meinen Präparaten!) ganz durchgeht, an den Stellen, wo die Halbwirbel sonst zusammenhängen, sich Knorpel befindet (s. Textfig. F), spricht für die oben geäußerte Vermutung, daß diese Bilder Kunstprodukte sind. Aber davon ganz abgesehen, darf man wohl behaupten, daß bei jeder Wirbelruptur wenigstens stellenweise Knorpel verletzt wird.

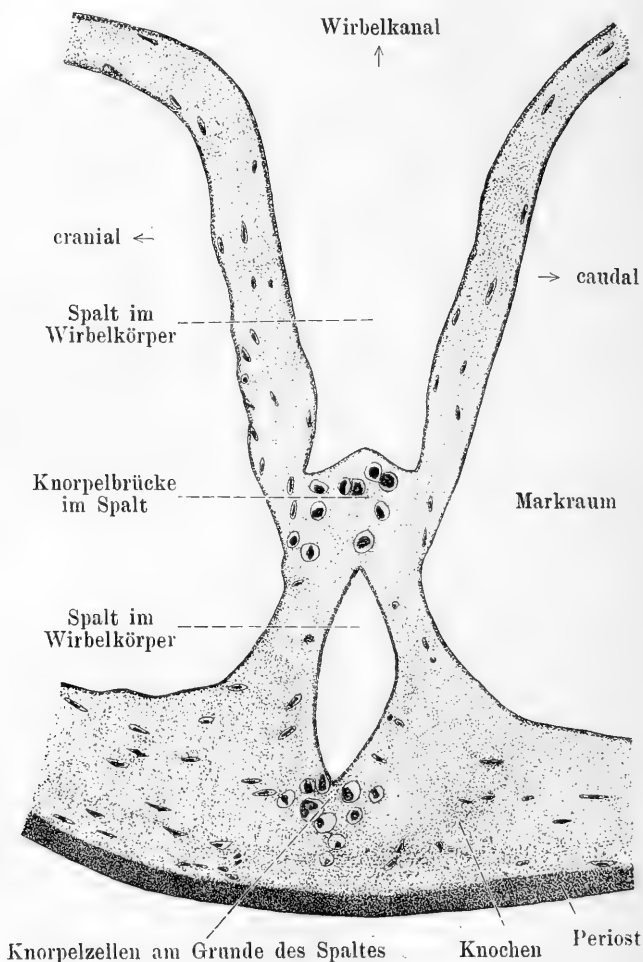
Ich komme zu dem Schlusse, daß weder die in die Lehrbücher übergegangene Angabe HYRTL's richtig ist, wonach die präformierte Bruchstelle eine den Wirbel quer durchsetzende Knorpelscheibe sei, mit anderen Worten, daß die Spalthälften durch eine Synchondrose verbunden würden, noch daß die Angabe GEGENBAUER's zutrifft, es zögen sich höchstens einige dünne Periostlamellen über die planen Knochenflächen des Spaltes hinweg. Es handelt sich vielmehr um eine Art „partieller Synchondrose“, indem die Halbwirbel stellenweise durch Knorpel verbunden sind; niemals aber sind die beiden Spalthälften, wie man nach HYRTL's Angaben sich vorstellen mußte, durch eine kontinuierliche Knorpelplatte verbunden. Die beschriebene Art der Verbindung der beiden Hälften eines quergeteilten Schwanzwirbels ist offenbar mechanisch recht zweckmäßig, indem bei der Biegung, durch welche die Autotomie erfolgt (vgl. S. 273) natürlich die peripheren Partien des Wirbels zuerst beansprucht werden und

Textfig. G.

Aus einer Frontalschnittserie durch einen gespaltenen Schwanzwirbel von *Lacerta muralis*. 100:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Da die Schnittebene nicht ganz frontal war, ist auf den abgebildeten Schnitten immer nur ein Querfortsatz, der rechte, zu sehen. Fig. G a stellt den ganzen Wirbel mit den angrenzenden Partien der beiden benachbarten Wirbel dar. Man sieht hier den Intervertebralknorpel, aus einer dem Gelenkkopf, einer der Gelenkpfanne entsprechenden Partie und einer dazwischen liegenden Partie, dem Intervertebralknorpel im engeren Sinne, bestehend. Der Spalt durchsetzt den Wirbel ganz zwischen den Zacken des Querfortsatzes. An den freien Spaltflächen findet sich Knorpel. Es findet sich aber auch Knorpel im Spalt, die beiden Spalthälften verbindend. In der Ergänzungsfig. G b, die nach einem der folgenden Schnitte der gleichen Serie gezeichnet ist, durchsetzt der Spalt den Wirbel ebenfalls ganz zwischen den Zacken des Querfortsatzes. Die freien Spaltflächen sind zum Teil knorpelig, zum Teil überknorpelt. Im Spalt selbst ist kein Knorpel.

so schon eine geringfügige Biegung genügt, um eine Trennung der beiden Halbwirbel hervorzurufen; wären diese zentral miteinander verbunden, so würde dazu eine viel stärkere Biegung vonnöten sein. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheinen jene Wirbel, bei denen



Textfig. H.

Stück eines Sagittalschnittes durch einen gespaltenen Schwanzwirbelkörper von *Lacerta muralis*. 800:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Es handelt sich um den gleichen Schnitt, wie er auf Fig. E abgebildet ist. Man sieht am Grunde des Spaltes und in der den Spalt durchsetzenden Brücke, also immer da, wo die beiden Spalthälften des Wirbels zusammenhängen, eine Reihe von Knorpelzellen.

eine zentrale Knorpelbrücke den Spalt durchsetzt und so die beiden Wirbelhälften noch besonders verbindet (s. Textfig. E u. Ga) für die Autotomie weniger gut präformiert. Die präformierte Bruchstelle solcher Wirbel ist ein *locus minoris resistentiae*, während die präformierte Bruchstelle vom typischen Bau, bei der nur eine periphere ringförmige Synchronrose besteht, einen wahren *locus minimae resistentiae* darstellt — und dieses übrigens nicht nur für die Beanspruchung durch Biegung, also für die Autotomie, sondern ebenso auch für die Beanspruchung durch Druck oder Zug, also für die passive Verstümmelung.

B. Der Beginn der Querteilung.

Eine Reihe von Röntgenaufnahmen von Zauneidechsenchwänzen ergeben mit einer Ausnahme (wo die Querteilung am 7. Caudalwirbel zu beginnen scheint), als ersten gespaltenen Schwanzwirbel den sechsten (s. Taf. 8, Fig. 1). Das letztere Resultat erhielt ich auch auf den Schnittpräparaten.

Auf den Röntgenplatten von *Muralis*-Schwänzen findet sich der Beginn der Querteilung entweder am sechsten oder am siebenten Caudalwirbel (s. Taf. 8, Fig. 2 u. 3). In einem Falle aber konstatierten wir ihn mit Sicherheit schon am fünften (s. Taf. 8, Fig. 4). Auf den gemachten Schnittserien ist der erste gespaltene Wirbel einmal der sechste, ein anderes Mal der siebente Schwanzwirbel.

Es steht daher fest, daß der Beginn der Querteilung bei den Eidechsen durchaus nicht, wie man bisher glaubte, konstant am siebenten Schwanzwirbel sich findet. Vielmehr variieren die Verhältnisse, und sie variieren sogar individuell.

Die Regel ist offenbar vielmehr ein Beginn am sechsten Caudalwirbel, was ich der besonderen Häufigkeit dieses Falles auf den Röntgenplatten entnehme. Es kommen aber auch Übergänge zwischen einem Beginn der Querteilung etwa am 7. oder schon am 6. Caudalwirbel vor. So finde ich in der Schnittserie durch den 5., 6. und 7. Caudalwirbel einer *Lacerta muralis*, in welcher die Querteilung erst am 7. Caudalwirbel beginnt, am Bogen des 6. Caudalwirbels die Spaltung auf einer Seite bereits schwach angedeutet.

Die Variationsbreite scheint nicht über den 5. Caudalwirbel einerseits und den 7. andererseits hinauszugehen. An allen Individuen also, bei denen ich sicher sein wollte, den Schwanz vor dem Beginn

der autotomierbaren Zone abgetragen zu haben, mußte die Amputation vor dem 5. Caudalwirbel vorgenommen werden.

C. Gibt es aber einen Weg, um am lebenden Tiere wenigstens mit annähernder Sicherheit diese Zone des Schwanzes abgrenzen zu können, bzw. um sich überhaupt über die absolute Zahl der Wirbel in einem Schwanzstücke zu orientieren?

Meine Aufhellungspräparate ergeben, daß ein Schwanzwirbel immer von zwei Schuppenwirteln bedeckt ist¹⁾ (s. Taf. 7, Fig. 3). Aber wie die Röntgenaufnahmen zeigen, stellt sich etwa vom 10. Caudalwirbel ab gegen die Schwanzwurzel hin bisweilen eine allmähliche Änderung dieses Verhältnisses ein, indem Wirbellänge und Wirtelbreite nicht in gleichem Maße abnehmen, so daß dann in dieser Region, statt, wie weiter distal, auf 2n Wirtel n Wirbel, auf 2n Wirtel $n + \frac{1}{2}$ bis $n + 1$, ja bis $n + 1\frac{1}{2}$ Wirbel entfallen. So ist auf dieser Höhe des Schwanzes eine absolut genaue Bestimmung der Wirbelzahl aus der Wirtelzahl in einem vorliegenden Schwanzstück nicht möglich. Deshalb und da weiterhin die ersten Schwanzwirtel außerordentlich klein und unregelmäßig sind, kann auch für ein weiter distal gelegenes Schwanzstück nur mit Sicherheit ausgesagt werden, wieviel, aber nicht welche Wirbel in ihm vorhanden sind. Dies letztere kann nur approximativ angegeben werden. Ein Irrtum um einen halben oder einen ganzen Wirbel ist immer möglich. Also diese Fehlerquelle wird man immer in Betracht ziehen müssen, wenn man mit der gleich anzugebenden Regel arbeitet, die ich für die Bestimmung der Wirbelzahl gefunden habe. Man wird also z. B., wenn man vor dem Bereiche des 5. Caudalwirbels amputieren will, unter Anwendung dieser Regel nicht durch den 4., sondern vielleicht lieber schon durch den 3. Caudalwirbel hindurch schneiden; es könnte sich später vielleicht erweisen, daß der Schnitt tatsächlich doch bereits durch den 4. Caudalwirbel ging. So angewandt ist meine Regel für die Technik der Regenerationsversuche ein wertvoller Behelf.

Es handelt sich um folgendes: Bei Betrachtung des Schwanzes von der Ventralseite erscheinen die ersten auf die Kloake folgenden Schuppenwirtel sehr schmal und unregelmäßig, dann folgt deutlich abgesetzt ein breiterer, der aber nicht so breit ist, wie die folgenden

1) Ich kann also die diesbezüglichen früheren Befunde bestätigen.

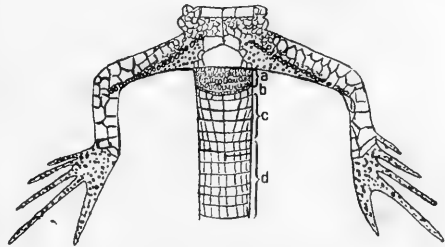
und dessen Schuppen sich mit denen der folgenden noch nicht decken; auf diesen Wirtel folgen lauter gleichartige Wirtel, deren einzelne Schuppen genau übereinanderstehen (s. Textfig. J). Von diesen Wirteln an beginne ich die Wirtel zu zählen. Zahlreiche Röntgenaufnahmen zeigten mir, wieviel Schwanzwirbel auf $2n$ derartiger „gleichartiger Wirtel“ durchschnittlich entfallen. Es sind bei *Lacerta muralis* $n + 3\frac{1}{2}$, bei *Lacerta agilis* $n + 4$. An der Schwanzwurzel sind es meist $1 - 1\frac{1}{2}$ Wirbel weniger (also etwa $n + 2\frac{1}{2}$ oder $n + 2$).¹⁾

Die Regel ist also die folgende: Will man die absolute Zahl der Schwanzwirbel in einem vorliegenden Schwanzabschnitt be-

Textfig. J.

Bewirtelung des Eidechsenchwanzes von der Ventralseite gesehen. (Normaler Schwanzabschnitt und Stück eines Regenerates.)

Der normale Schwanzabschnitt ist von 4 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt. *a* auf die Kloake unmittelbar folgende schmale und unregelmäßige Schuppenwirtel. *b* der Übergangswirtel, bereits regelmäßig, aber noch aus relativ schmalen Schuppen gebildet. *c* die folgenden 4 gleichartigen Wirtel, deren Schuppen genau übereinander stehen. Über den beiden mittleren Schuppen des ersten dieser Wirtel stehen je 2 Schuppen des Wirtels *b*. *d* Wirtel des Regenerates.



stimmen, d. h. wieviel und zwar welche Caudalwirbel in ihm enthalten sind, so zähle man die „gleichartigen Wirtel“, die ihn bedecken und setze diese Zahl gleich $2n$; die absolute Zahl der Wirbel ist dann je nachdem $n + 3\frac{1}{2}$ oder $n + 4$ (bzw. auch wie gesagt nur $n + 2\frac{1}{2}$ oder $n + 2$); z. B. an dem Schwanz einer Mauereidechse mit Regenerat setzt dieses an einem von 16 „gleichartigen Wirteln“ bedeckten normalen Schwanzabschnitt an; $16 = 2n$; $n = 8$; $8 + 3\frac{1}{2} = 11\frac{1}{2}$; dieser enthält demnach $11\frac{1}{2}$ Wirbel; d. h. die Ruptur erfolgte bei diesem Tiere s. Z. im Bereich des 12. Caudalwirbels, das Regenerat setzt an dessen cranialen Bruchstück an. Ein anderes Beispiel: Einer Mauereidechse wird der Schwanz so nahe bei der Kloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von 2 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt ist. $2 = 2n$. $n = 1$. $1 + 2\frac{1}{2} = 3\frac{1}{2}$; der Stumpf

1) Gelegentlich auch $n + 3$; die Verhältnisse schwanken also durchaus; wie gesagt kann man sich immer bei dieser empirischen Regel um einen halben oder um einen ganzen Wirbel irren.

enthält demnach aller Wahrscheinlichkeit nach $3\frac{1}{2}$ Wirbel; der Schnitt ging vermutlich durch den 4. Caudalwirbel.

D. Wie kann man mit Sicherheit bestimmen, ob man intravertebral oder intervertebral amputiert?

Etwa vom 10. Schwanzwirbel ab caudalwärts ist das leicht möglich, da hier auf jede Wirbelhälfte 1 Wirtel, auf jeden Wirbel 2 Wirtel entfallen. Eine gerade Zahl von Wirteln oberhalb der Ansatzstelle eines Regenerates oder der Stelle einer eigens zu diesem Zwecke ausgelösten sei es aktiven, sei es passiven Schwanzruptur (denn man kann einem Tier, das zu schwach ist, um zu autotomieren, recht gut ein Stück des Schwanzes abquetschen oder ausreißen, wobei die Ruptur auch immer intravertebral erfolgt) befindet sich selbstverständlich wiederum ein Querspalt, eine ungerade Zahl von Wirteln oberhalb der Ansatzstelle eines Regenerates oder der Stelle einer Schwanzruptur aber liegt eine Intervertebralstelle. Amputiert man dort, so amputiert man intravertebral; wird der Schnitt hier durchgeführt, so geht er intervertebral durch.

E. Die Intervertebralregion (Verbindungsweise der Wirbelkörper).

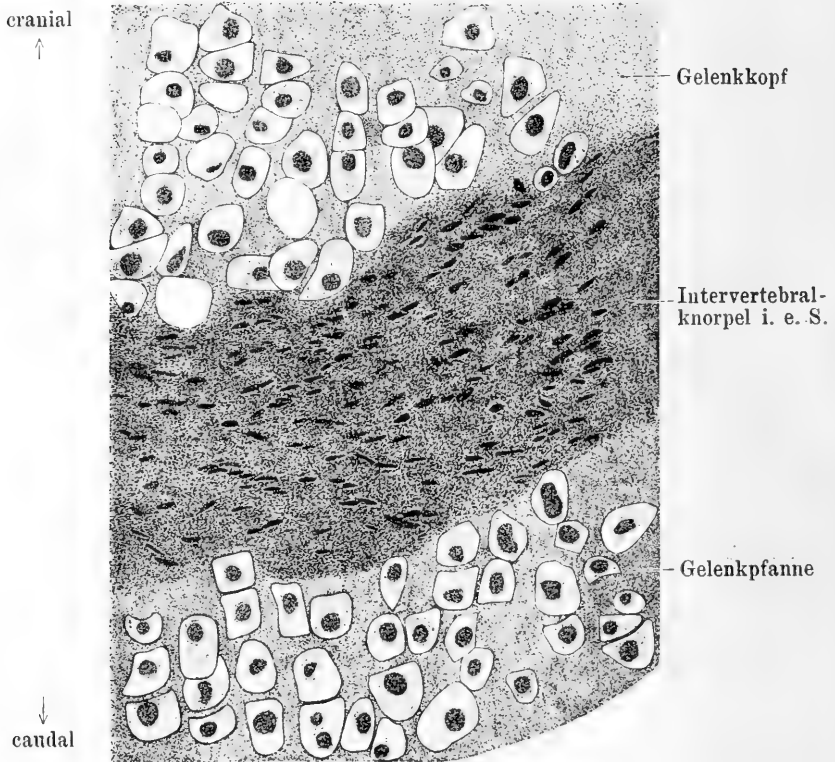
Auf meinen Schnitten durch die Schwanzwirbelsäule erwachsener Eidechsen finde ich den Intervertebralknorpel überall erhalten und nirgends eine Gelenkspalte. Kopf und Pfanne sind trotzdem angedeutet, einmal durch eine viel stärkere Färbung mit Bismarckbraun, welches die dazwischenliegende Partie fast gar nicht annimmt, ferner durch die Richtungsverhältnisse der Zellen, deren Längsachse in den Kopf und Pfanne entsprechenden Partien craniocaudal, in dem dazwischenliegenden Abschnitt dorsiventral gestellt ist. Ich unterscheide daher einen Intervertebralknorpel im engeren Sinne und im weiteren Sinne. Der Intervertebralknorpel im weiteren Sinne setzt sich aus Gelenkkopf, Gelenkpfanne und Intervertebralknorpel im engeren Sinne zusammen (s. Taf. 7, Fig. 2 und Textfig. K u. L). Alle 2 gehen kontinuierlich ineinander über. Der Gelenkkopf ist an mittleren Schwanzwirbeln nur sehr schwach gewölbt, die Pfanne fast ganz platt. An vorderen Caudalwirbeln sind Kopf und Pfanne stärker gewölbt. Hier fällt an dem Intervertebralknorpel im engeren Sinne eine starke Gedrängtheit der Zellen auf; ihre Form ist spindelartig, so daß sie mehr den Eindruck von Bindegewebszellen machen. Es handelt sich aber wohl zweifellos um Knorpel, auch nicht etwa

um Bindegewebsknorpel. Das merkwürdige Aussehen dieses Knorpels läßt sich als Folge einer Kompression durch den sich stärker wölben- den Gelenkkopf gut begreifen. Vielleicht haben diese Bilder zu dem Irrtum Veranlassung gegeben, daß die Schwanzwirbel der Eidechsen durch Bandscheiben miteinander verbunden würden. In der mittleren Schwanzregion hat der Intervertebralknorpel das typische Aussehen. Meistens ist er hier nur wenig differenziert, die Grundsubstanz nicht sehr reichlich, die Kapseln dünn.

Ich muß also GEGENBAUR und BÜTSCHLI widersprechen: auch bei erwachsenen Eidechsen persistiert im Schwanz jedenfalls der Intervertebralknorpel, und sogar meist noch in der Form von jungem Knorpel. TORNIER irrt sich, insofern als die intervertebrale Verbindung nicht durch eine Bandscheibe, sondern eben durch Knorpel geschieht, wie das ja schon H. MÜLLER (1864) angegeben hat. Er wies mit Recht auch schon auf die mechanische Bedeutung des Intervertebralknorpels hin. Die einzelnen Wirbel sind im Eidechsen- schwanz durch den Intervertebralknorpel fest und kompakt verbunden, die Spalthälften der Wirbel dagegen nur durch den beschriebenen dünnen, noch dazu stellenweise unterbrochenen Knorpel- ring und vereinzelte Knorpelbrücken. So liegt naturgemäß hier der *locus minoris resistentiae* (s. S. 291—293).

Auch im Hinblick auf Regenerationsversuche ist der Intervertebralknorpel von Bedeutung. FRAISSE ist die Persistenz des Intervertebralknorpels nur bei den Ascalaboten bekannt und im Hinblick auf diese meint er: „Auch bei den Reptilien sind, als bereits oben erwähnt, die Schwanzwirbel in eigentümlicher Weise angepaßt, ja es kommt häufig zu gar keiner abgeschlossenen Gelenkbildung, wie bei den Ascalaboten. Bei jeder Amputation muß also auch eine Verletzung der Knochen stattfinden und eine reine Exstirpation (nach welcher nach dem Satze von PHILIPPEAUX keine Regeneration eintreten würde, d. Verf.) ist eben unmöglich.“ Diese Schlußfolgerung ist insofern zu berichtigen, als bei Ausbleiben der Gelenkbildung durch Persistenz des Intervertebralknorpels bei einer intervertebralen Amputation doch dieser und nicht der Knochen verletzt werden muß, was übrigens nicht nur für die Ascalaboten, sondern nach meinen Untersuchungen ebenso für die Eidechsen gilt. Praktisch wird sich wohl allerdings bei intervertebraler Amputation zu experimentellen Zwecken eine Verletzung auch des Knochens nie vermeiden lassen, da am lebenden Tier, namentlich wenn es nur von geringer Größe ist, eine bloße Durchschneidung des Intervertebralknorpels

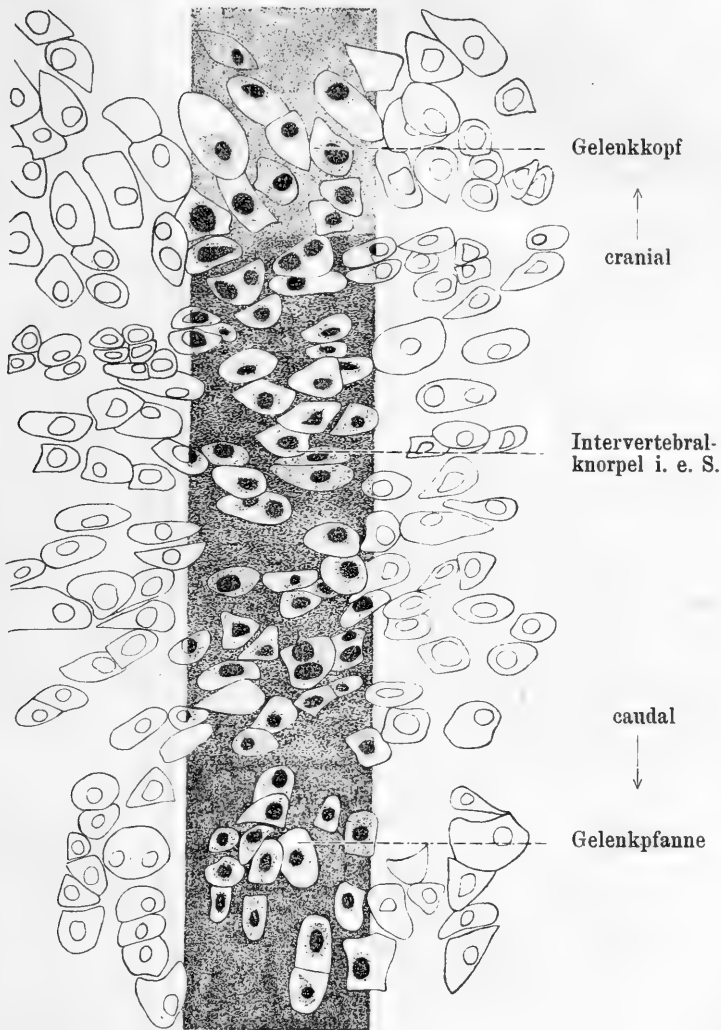
unter Exarticulation des Wirbelbogens nicht durchzuführen ist, bei dem notwendigen raschen intervertebralen Schnitt aber mindestens die Gelenkfortsätze des Wirbelbogens verletzt werden müssen. Wenn ich trotzdem solche Regenerationsversuche überhaupt anstellte, so geschah das, weil sich dennoch a priori über die Regeneration von einer anderen, als der natürlichen Bruchstelle aus keine Voraussage machen ließ.



Textfig. K.

Aus einem Sagittalschnitt durch den Intervertebralknorpel eines Mauereidechsen-schwanzes. 1300:1. (Auf $\frac{2}{3}$ verkleinert.)

Der stärkeren Krümmung des Gelenkkopfes entsprechend hat der Intervertebralknorpel im engeren Sinne hier seine „komprimierte“ Form. Die Helligkeit des Tones der Grundsubstanz soll hier, wie in der folgenden Figur, über die absolute Stärke ihrer Färbung auf dem Präparate nichts aussagen, vielmehr nur die Stärke der Färbung mit dem Bismarckbraun angeben, und zwar ist in der Zeichnung der Ton um so heller gehalten, je stärker das Bismarckbraun angenommen wurde. Am stärksten hat sich mit diesem der Gelenkkopf, schwächer die Pfanne und fast gar nicht der Intervertebralknorpel im engeren Sinne gefärbt.



Textfig. L.

Aus einem Sagittalschnitt durch den Intervertebralknorpel eines anderen MauereidechSENSchwanzes. 1300:1. (Auf $\frac{2}{5}$ verkleinert.)

Die Krümmung des Gelenkkopfes ist hier so schwach, daß der Wirbel fast platycöl zu nennen ist. Demgemäß hat der Intervertebralknorpel im engeren Sinne ein typisch knorpeliges Aussehen und ist von den Gelenkkopf- und Gelenkpfanne darstellenden Knorpelpartien nur durch die Richtung der Zellen und durch die Nichtfärbung mit dem Bismarckbraun zu unterscheiden. Die Zeichnung ist des Vergleiches halber genau so breit gehalten, wie in Fig. K, es ist aber nur ein Streif in der Mitte ganz ausgeführt.

F. Die Querfortsätze.

Die Angabe HYRTL's, daß an den gespaltenen Querfortsätzen die caudale Hälfte den Hauptbestandteil liefere, finde ich nur bei *Anguis fragilis* bestätigt. Bei den Eidechsen dagegen ist gerade die craniale Zacke des gespaltenen Querfortsatzes weit stärker entwickelt, als die caudale. Bei *Lacerta muralis* liefert zwar am Querfortsatz des 5.—8. Caudalwirbels das caudale Segment den Hauptteil, an den folgenden Wirbeln aber ist gerade die caudale Zacke fast ganz verkümmert. Diese Querfortsätze erscheinen, wenn man die winzige caudale Zacke nicht beachtet, einfach, und dann sieht es so aus, als ob, wie LEYDIG sagt, die Sonderung hinter dem Querfortsatz geschehe, während in Wirklichkeit der Spalt zwischen beiden Zacken derselben hindurchgeht. Bei der Ruptur fällt dann die craniale Zacke dem cranialen, die caudale Zacke dem caudalen Bruchstück zu (s. Taf. 7, Fig. 4 u. 5). Eine Verlötung der Zacken, wie sie HYRTL als das Typische angibt, konnte ich bei Eidechsen nur einmal an einem Querfortsatz des 6. Caudalwirbels einer *Lacerta muralis* konstatieren. Regel ist bei den Eidechsen, daß die Zacken getrennt bleiben, was HYRTL von *Podinema teguixin* und *Crocodylurus amazonicus* angibt, was nun aber ebenso nach meinen Untersuchungen für unsere einheimischen Eidechsen zutrifft.

Deutlich gespaltene Querfortsätze trägt bei *Lacerta muralis* bisweilen der erste Caudalwirbel, sowie regelmäßig der 5. bzw. 6. bis 8. bzw. 9. Caudalwirbel¹⁾. 2.—4. (5.) Proc. transv. sind einfach²⁾, 9., (10.) und ff. scheinen einfach, indem hier die caudale Zacke auf einen kleinen Stummel reduziert ist. Es scheint (den Röntgenaufnahmen nach), daß die Spaltung der Querfortsätze (vom ersten abgesehen) bei *Lacerta muralis* meist um einen Wirbel früher beginnt als die der Wirbelkörper. (Bei *Podinema teguixin* ist das nach HYRTL schon 3 Wirbel vor Beginn der Wirbelkörperteilung der Fall.)

Bei *Lacerta agilis* ist am Querfortsatz des ersten Caudalwirbels eine Teilung durch eine in seiner Mitte verlaufende Leiste angedeutet. 2.—5. Proc. transv. sind einfach, 6. und manchmal 7. sind deutlich gegabelt, an den folgenden ist die caudale Zacke verkümmert.

1) Daß am 6.—8. Schwanzwirbel der Eidechsen gabelförmige Seitenfortsätze vorkommen, gibt bereits GOETTE (1897) an.

2) GOETTE (1897) gibt an, daß auch an den 3 ersten Schwanzwirbeln von *Lacerta* die Querfortsätze doppelt angelegt werden, dann aber an ihrer Oberseite völlig verschmelzen.

G. Die sekundären Dornfortsätze.

Die sekundären Dornfortsätze LEYDIG's; von HYRTL schon bei den Geckonen als akzessorische Dornfortsätze beschrieben, sind nur an den gespaltenen Wirbeln vorhanden und nehmen an der Querteilung teil. Bei der Ruptur fällt die craniale Zacke dem cranialen, die caudale Zacke dem caudalen Bruchstück zu (vgl. Taf. 7, Fig. 1). Die sekundären Dornfortsätze beginnen bei *Lacerta muralis* da, wo gewöhnlich die Querteilung beginnt, nämlich am 6. Caudalwirbel. Bei *Lacerta agilis* beginnen sie am 6. oder 7. Caudalwirbel.

H. Die Hämapophysen.

Die Hämapophysen stehen intervertebral, gehören aber meinen Aufhellungspräparaten, Röntgenaufnahmen und Sagittalschnittserien nach ganz deutlich vorwiegend dem cranialen Wirbel an. Sagittalschnittserien lassen erkennen, daß sie ihren Ursprung nicht nur vom Kopf des cranialen Wirbels, sondern auch noch vom Intervertebralknorpel in engerem Sinne nehmen. Damit erledigt sich auch die Kontroverse zwischen LEYDIG und HUXLEY einerseits, die die unteren Bögen dem cranialen Wirbel, und GEGENBAUR und OWEN andererseits, die ihnen eine intervertebrale Stellung zuweisen. Sie gehören eben vorwiegend dem cranialen Wirbel an (s. Taf. 7, Fig. 2).

LEYDIG läßt die Hämapophysen bei den Eidechsen am 3. (bzw. zwischen 3. und 4.) Caudalwirbel beginnen. Ich kann das als Regel bestätigen, finde aber auch individuelle Variationen, so einen Beginn erst am 4., andererseits auch schon am 2. Caudalwirbel.

J. Ende der Schwanzwirbelsäule.

Das Ende der Schwanzwirbelsäule finde ich nicht knorpelig, wie FRAISSE, sondern deutlich knöchern, nur sind die beiden letzten Wirbel verschmolzen (s. Taf. 7, Fig. 3).

III. Teil.

Regenerationsvorgänge.

1. Abschnitt.

Historisches und Problemstellung.

Obwohl die Erscheinung schon seit ARISTOTELES bekannt ist, beginnt, soweit wir wissen, die direkte experimentelle Erforschung

der Regenerationsvorgänge bei den Lacertiliern erst im 17. Jahrhundert. 1686 machte THÉVENOT den ersten Regenerationsversuch an Eidechsen: er schnitt einer *Lacerta viridis* den Schwanz ab und erhielt ein ansehnliches Regenerat. Weitere Versuche folgten nur spärlich und beschränkten sich auch, nachdem SPALLANZANI in seinem *Prodromo* einen Weg für die systematische Untersuchung der Regenerationsvorgänge gewiesen hatte, in der Hauptsache auf die bloße Konstatierung der Tatsache der Schwanzregeneration bei den Lacertiliern, so die Versuche von DUGÈS (1829), von HOLFERT (1868) und von FRAISSE (1885).

Erst vor 10 Jahren erschien eine Arbeit, die das Problem umfassender in Angriff nimmt, die *Ricerca sulla struttura della coda normale e rigenerata nella Lacerta muralis* von A. MISURI (1910). An einem umfangreichen Material studierte MISURI den Einfluß der Operationsweise, der Amputationshöhe, des Alters und des Geschlechts auf die Regeneration, die äußeren und inneren Vorgänge bei derselben, sowie das Aussehen der Regenerate. Es gelang ihm auch, die Möglichkeit 2- und 3maliger Regeneration nachzuweisen, d. h. also der Regeneration von Regeneraten aus. MISURI fand, wie zu erwarten, die Regenerationsgeschwindigkeit proportional der Temperatur und umgekehrt proportional dem Alter und der Körpergröße. Da die Weibchen immer etwas kleiner sind, als die Männchen derselben Art, regenerierten sie dementsprechend ein wenig schneller. Nach Abtragung eines Schwanzstückes durch einen Scheren- oder Skalpellschnitt beobachtete MISURI meist entweder Degeneration des Stumpfes und dann den Tod des Versuchstieres, oder nur eine sehr unvollkommene Regeneration. Viel bessere Resultate erhielt er, wenn er den Schwanz durch Ausreißen eines Stückes verstümmelt hatte. Je näher der Spitze die Amputation erfolgt, um so rascher, je näher der Basis, um so langsamer geht nach MISURI die Regeneration vonstatten. Das Regenerat ist auch an seinen äußeren Charakteren deutlich erkennbar. Seine Farbe ist gleichförmiger und blasser, seine Schuppenwirtel sind schmaler, als die des normalen Schwanzabschnittes und nicht so regelmäßig. Bei 2- und 3maliger Regeneration allerdings ist das sekundäre und tertiäre Regenerat von dem primären schwer zu unterscheiden. Der Verlauf der Regeneration ist äußerlich ein einfacher. Etwa 2 Wochen nach der Amputation fällt der Wundschorf ab und eine stark pigmentierte Warze wird sichtbar, die sich nun rasch verlängert und in der 4. Woche bereits von Schuppenwirteln bedeckt ist.

Die histo- und organogenetischen Vorgänge sind vor MISURI schon ausführlich von FRAISSE behandelt worden; da ich mich mit ihnen nicht beschäftigte, gehe ich naturgemäß auch an dieser Stelle auf sie nicht ein.

Ich glaubte vielmehr einige Probleme in Angriff nehmen zu sollen, die bisher entweder noch gar nicht oder nur unvollkommen untersucht worden sind:

In der Natur geht die Regeneration wohl immer von einer intravertebralen Bruchstelle aus, sei es nun, daß der Bruch eine Autotomie war, oder passiv erfolgte. Regeneration von einer intervertebralen Wundfläche kommt natürlicherweise nicht vor. Kommt sie nun überhaupt vor, d. h. läßt sie sich künstlich hervorrufen?

In der Natur fallen autotomierbare und regenerierbare Zone des Schwanzes zusammen. Sowohl die aktive, wie auch sicherlich die passive Ruptur ist nur möglich im Bereich der gespaltenen Caudalwirbel. Ist eine Regeneration auch von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel möglich?

Da die gespaltenen Caudalwirbel sich bis in die Schwanzspitze erstrecken, so sollte wohl keine Frage sein, daß auch die Schwanzspitze regeneriert wird. Es findet sich aber bei DAWYDOFF (1898) eine gegenteilige Angabe, allerdings ohne genauere Begründung. Es lag mir daher fernerhin ob, noch besonders zu prüfen, ob das äußerste Schwanzende regeneriert wird.

Da MISURI über die relative Dauer der Regeneration von Regeneraten aus (im Vergleich zur gewöhnlichen Regeneration) keine Angaben macht, wandte ich auch dieser Frage mein Augenmerk zu.

Endlich liefere ich noch einen kleinen Beitrag zu einem bisher bereits sehr viel diskutierten, aber relativ wenig erforschten Problem, zur Frage der Mehrfachbildungen bei der Schwanzregeneration der Lacertilier.

Seit die anatomische Untersuchung der Doppelschwänze sie als Produkte der Regeneration erwiesen hatte, und damit die ursprüngliche teratologische Auffassung der Mehrfachbildungen der richtigen Auffassung dieser Erscheinung als einer im postembryonalen Leben erworbenen gewichen war, erhob sich naturgemäß die Frage, auf welche Weise sie erworben würde. NEEDHAM (1750) meinte, daß sich an einem der Länge nach gespaltenen Schwanze beide Teile abrunden und so zwei Schwänze entstehen. Ich glaube, wir dürfen diese An-

sicht a limine zurückweisen; wie sollte denn eine Längsspaltung des Schwanzes in der Natur zustande kommen? In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts machte wenigstens die Theorie der Doppelschwänze Fortschritte. Man führte sie nunmehr auf einen Regenerationsprozeß nach „unvollkommener Amputation“ (DUGÈS), nach „partieller Ruptur“ (GACHET) zurück. DUGÈS (1829) versuchte auch seine Hypothese durch das Experiment zu verifizieren, d. h. durch künstliche partielle Ruptur des Schwanzes Mehrfachbildungen zu erhalten. Aber es gelang ihm nicht, indem immer bald eine vollkommene Ablösung des abgeknickten Schwanzendes und dann natürlich die gewöhnliche Regeneration erfolgte. Demnach hatte man bis in das 19. Jahrhundert keine experimentell fundierte Anschauung über die Entstehung der Doppelschwänze, weil es eben bis dahin nie gelungen war, solche künstlich zu erhalten. FRAISSE'S Ausspruch: „Daß man solche Mißbildungen auch künstlich hervorrufen kann, ist ebenfalls längst bekannt“, scheint auf einem Irrtum zu beruhen. Zwar heißt es 1817 bei Bosc: „Les doubles et les triples queues des lézards, dont les charlatans tirent souvent parti pour duper les ignorans, peuvent être produits artificiellement. Il ne s'agit pas que de fendre l'extrémité d'une queue de lézard préalablement cassée.“ Aber das ist offenbar nur eine Behauptung, die sich nicht auf Versuche stützt. Eine Längsspaltung des Amputationsstumpfes ist doch wohl ebensowenig möglich wie die des unverletzten Schwanzes und in der Natur vollends ausgeschlossen.

So ist es wohl sicher, daß TORNIER der erste war, dem es gelang, künstlich Mehrfachbildungen am Lacertilierschwanz hervorzurufen. „Da die Regenerativkräfte“, sagt er in seiner 1897 erschienenen diesbezüglichen Veröffentlichung, „ausgelöst werden, indem die Wundstelle, an welcher sie liegen, überernährt wird, woraus folgt, daß von der Größe der Überernährung der Wundstelle die Größe des Regenerationserfolges abhängt, kann man theoretisch ableiten und experimentell beweisen, daß bei Eidechsen Doppelschwänze von hoher Vollendung dann entstehen, wenn der Eidechsen Schwanz doppelt eingeknickt wird, und zwar so, daß dadurch die Schwanzspitze verloren geht, während das vor ihr liegende abgeknickte Schwanzstück am Schwanzstummel hängen bleibt.“ Mit der theoretischen Grundlage der TORNIER'schen Verstümmelungstechnik kann ich mich, wie ich bei der Diskussion meiner eigenen Resultate darlegen werde, nicht vorbehaltlos einverstanden erklären. Davon aber wird natürlich die Tatsache nicht betroffen, daß diese Technik zu

ausgezeichneten Erfolgen geführt hat, Erfolgen, die nunmehr der ja schon vor langer Zeit aufgestellten Hypothese von der partiellen Ruptur als der Ursache der in der Natur vorkommenden Doppelschwänze die experimentelle Fundierung verleihen. **TORNIER's** grundlegende Arbeiten sind denn auch allgemein anerkannt und entsprechend gewürdigt worden. Einzig **MISURI** (1910) leugnet ihre Bedeutung und zieht auch ihren tatsächlichen Gehalt in Zweifel, aber ohne eigentlich einen haltbaren Grund dafür anzugeben. Allerdings hat er **TORNIER's** Versuche nachgeprüft und es gelang ihm auf diese Weise ebensowenig einen Doppelschwanz zu erzeugen wie seinerzeit **DUGÈS**, zum Teil weil es bei der Operation oft zur Autotomie kam, zum Teil weil auch im Falle des Gelingens der Operation das abgeknickte Schwanzende entweder nachträglich abfiel, oder aber es zwar zur Bildung einer Regenerationsknospe kam, die sich indessen nicht weiter entwickelte. Auf Grund dieser Ergebnisse nimmt **MISURI** an daß die Doppelschwänze zwar wohl auf partielle Ruptur des Schwanzes, nicht aber auf äußere Verletzungen, sondern auf bloße Wirbelfrakturen ohne Weichteilverletzung zurückgehen, und solche Wirbelfrakturen, meint er, kommen gelegentlich beim Hindurchkriechen durch enge Felsspalten usw. anlässlich der Aufsuchung des Winterquartieres vor. Die Regeneration beginne dann schon während des Winterschlafes und werde im Frühjahr fortgesetzt. Diese wenig plausible Hypothese stellt **MISURI** auf, weil es ihm nicht gelungen ist, mit der Technik von **TORNIER** Mehrfachbildungen zu erzeugen; ja er erklärt sogar **TORNIER's** positive experimentelle Resultate für eine Hypothese. „Perciò a mio credere, anche quello che **TORNIER** chiama metodo non è, probabilmente, che una concezione sua, giacchè non regge al controllo sperimentale condotto in modo scrupolosamente essato. Esso non ha dunque importanza che da un punto di vista soggettivo; è una convinzione personale qual' è quella de me eposta più sopra sul riferimento dell' origine di code bifide allo stato letargico.“ Aber es geht aus **TORNIER's** Arbeit klar hervor, worauf **MISURI's** Mißerfolge beruhen. „Ist die Verletzung“, sagt **TORNIER** ausdrücklich, „zu gering, dann wird gewöhnlich die überzählige Schwanzspitze zwar angelegt, wächst aber nicht weiter fort; geht der Schnitt aber zu tief, so atrophiert das Schwanzstück, welches hinter dem Schnitt gelegen ist und die normale Schwanzspitze regenerieren soll (und fällt ab, möchte ich bemerken) und der Schwanz regeneriert sich dann einfach und durchaus normal.“ Obwohl also an **TORNIER's** Resultaten kein Zweifel

erlaubt ist, mußte dennoch eine Bestätigung nicht unerwünscht sein, und so war ich bestrebt, zu einer solchen zu verhelfen.

Schließlich machte ich auch noch den Versuch, auf einem etwas anderen, aber im Prinzip durchaus gleichartigen Wege Doppelschwänze zu erzeugen, nämlich durch partielle Ruptur im Bereiche von Regeneraten. Diesen Modus der Entstehung von Mehrfachbildungen vermutet TORNIER bereits in der Natur, hat aber diese Anschauung nicht experimentell verifiziert.

2. Abschnitt.

Eigene Untersuchungen.

1. Kapitel. Material und Technik.

Das Material meiner Regenerationsversuche bildeten im Frühjahr und im Sommer 1919 im Tessin gefangene erwachsene Mauereidechsen beiderlei Geschlechts, sowie einige Zauneidechsen aus einer aus Berlin stammenden Reptiliensendung. Die Tiere wurden zu einer Reihe von Versuchsgruppen vereinigt auf eine Anzahl Terrarien verteilt, die ich auf der sehr sonnigen Galerie unseres Vivariums placierte. Im allgemeinen wurde jede Versuchsgruppe (meist aus 3 Individuen bestehend) in ein besonderes Terrarium gesetzt; wo mehrere Gruppen in einem Terrarium vereinigt waren, waren die vorausgegangenen Schwanzverstümmelungen bei den einzelnen Gruppen so verschiedenartig, daß diese mit Sicherheit auseinandergehalten werden konnten. Eine Unterscheidung der einzelnen Individuen einer Versuchsgruppe wurde dadurch ermöglicht, daß bei Ausführung der verstümmelnden Eingriffe darauf Bedacht genommen wurde, etwas verschiedene Längen und namentlich Wirtelzahlen der Amputationsstümpfe usw. zu erhalten. So konnte über jedes einzelne Individuum eine fortwährende Kontrolle ausgeübt werden.

Die Terrarien, mit Glaswänden und Luftlöcher enthaltenden Glasdeckeln versehen, waren in der üblichen Weise eingerichtet. Besonders wurde für reichlichen Pflanzenwuchs in einer Ecke des Terrariums einerseits und für die Ausstattung mit relativ hohen, etwas zackigen Steinen andererseits gesorgt, um den Mauereidechsen so Gelegenheit zu geben, wie sie es in der Natur gewohnt sind, sich bei kaltem und feuchtem Wetter zu verkriechen und sich bei schönem Wetter auf den Steinen liegend nach Kräften zu sonnen und

wenigstens ein bisschen umherklettern zu können. Wassernäpfe stellte ich in den Terrarien nicht auf, da ich die Eidechsen nie aus solchen trinken sah, dagegen leckten sie gierig die Wassertropfen von den Blättern, den Glaswänden und dem Körper von Terrariumgenossen, wenn die Pflanzen im Terrarium begossen wurden. Ich hielt die Terrarien überhaupt ziemlich feucht, schon mit Rücksicht auf die Regenwürmer, die ich von Zeit zu Zeit als Futter ausstreute. Neben diesen dienten als Futter vor allem Mehlkäferlarven, die wie bekannt, von den Eidechsen mit großer Vorliebe gefressen werden. Auf den ins Terrarium gesetzten Mehlwurmnäpf stützen sie sich von allen Seiten, nehmen aber noch lieber die Mehlwürmer einander aus dem Maul, als aus dem Futternapf. So kann man kurze Zeit, nachdem man diesen ins Terrarium gesetzt hat, dort überall Paare sehen, die an einem Mehlwurm zerren, bis er entweder mitten durchreißt oder dem einen der beiden Konkurrenten zufällt; aber nicht immer kann dieser ihn dann ungestört verspeisen, denn manchmal erobert sich der andere das entrissene Gut wieder zurück. Eine unbeabsichtigte Bereicherung: erfuhr der Speisezettel, als im Hochsommer die Jungen ausschlüpfen. Die immer hungrigen Tiere trugen kein Bedenken, auch diese als Nahrung zu benutzen, was zweimal beobachtet werden konnte.

Die bei den experimentellen Verstümmelungen angewandte operative Technik war einfach. Besonders Asepsis oder Antisepsis erwies sich als unnötig und hätte auch nicht viel nützen können, da es ja post operationem im Terrarium genügend Infektionsmöglichkeiten gab, auf den Aufenthalt daselbst aber nicht gut verzichtet werden konnte, wenn man die Tiere gesund und munter erhalten und unter natürlichen Verhältnissen regenerieren lassen wollte. Immerhin wurden die Instrumente von dem Eingriff durch die Flamme gezogen und große stark blutende Wundflächen mit Alkohol und in einigen Fällen zur Blutstillung mit FeCl_3 -Lösung betupft. Ein Einfluß dieser Prozedur auf die Regeneration war nicht zu erkennen. Auch wurden bei starker Blutung die Tiere erst ins Terrarium gesetzt, wenn diese stand und sich bereits genügend Gerinnsel gebildet hatte. Stark bluteten im übrigen überhaupt nur die durch Amputation mit Messer oder Schere in der Nähe der Schwanzwurzel erzeugten Wunden; auf die gleiche Weise in den weiter distal gelegenen Partien beigebrachte Wunden bluteten schon weniger, und fast gar keine Blutung wiesen die Wunden nach Ausreißen, Abquetschen oder gar nach Autotomie eines Schwanzstückes auf

mittlerer Höhe auf. Narkotisiert wurden die Tiere niemals, weder bei den operativen Eingriffen, noch bei den vorausgehenden Messungen. Es wäre das zu gefährlich gewesen und hätte auch im Falle des Gelingens die Reinheit der späteren Resultate getrübt. Es ging auch ohne Narkose sehr gut, da die Eingriffe ja meist recht einfach und recht kurzdauernd waren.

Eine eventuelle durch den Eingriff ausgelöste Autotomie wäre bei manchen Eingriffen zu stören imstande gewesen. Aber die Terrariumtiere hatten ja ihr Selbstverstümmelungsvermögen fast ausnahmslos eingeübt. Abgesehen davon konnte bei den entsprechenden Eingriffen (intervertebrale Amputation und seitliche Einschnitte) durch Vermeidung eines Festhaltens des Schwanzes, sowie durch rasche Schnittführung, also durch Applikation der Verletzung an einem frei flottierenden Schwanze eine Autotomie vermieden werden, was nach meinen Ausführungen über die Mechanik der Autotomie im ersten Teile dieser Arbeit wohl verständlich ist. Zur Orientierung über die Amputationshöhe bei der jeweiligen Schnittführung, also darüber, ob intravertebral oder intervertebral, bzw. ob im Bereiche der gespaltenen oder der ungespaltenen Schwanzwirbel amputiert wurde, bediente ich mich der im anatomischen Teile entwickelten Kriterien.

Die Resultate der geschilderten Technik waren recht gute. Von 46 Versuchstieren starben frühzeitig 12, also etwa 25 %. Die übrigen lebten den Sommer hindurch, regenerierten nach Wunsch und wurden jeweils nach Abschluß der Regeneration getötet und, soweit sie noch weiter zu untersuchen waren, konserviert. In den Fällen, in denen eine besondere Schnittführung beabsichtigt gewesen war (intervertebrale Amputation, Amputation im Bereiche der ungespaltenen Schwanzwirbel, partielle Rupturen zur Erzeugung von Mehrfachbildungen) bildeten Röntgenaufnahmen der konservierten Schwänze die notwendige Kontrolle.

2. Kapitel. Versuche.

Auszug aus den Protokollen:

Versuchsgruppe No. I.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz werden etwa gleichgroße Stücke desselben manuell abgekniffen — am 28./5. 1919.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf	2,6 cm 17 Wirtel	2,1 cm 15 Wirtel	2,7 cm 18 Wirtel	
Amputat	10,5 cm 74 Wirtel	7,8 cm 57 Wirtel	10,4 cm 65 Wirtel	
Regenerat	1 cm	1,8 cm, zeigt schon Ringelung	0 cm	19./6.
"	1,2 cm	2,9 cm, an den prox. $\frac{2}{3}$ von 28 Schuppenwirteln bedeckt		1./7.
"	1,6 cm, im prox. Abschn. 9 Schnuppenwirtel sichtbar	3,7 cm 44 Wirtel, nur die letzten 2 mm unbewirtelt	0,8 cm, im prox. Abschn. Andeutung einer Ringelung	21./7.
"	1,7 cm 13 Wirtel	3,7 cm 46 Wirtel, der letzte mm unbewirtelt	0,9 cm, Ringelung überall angedeutet	30./7.
"	2,2 cm 26 Wirtel	4,1 cm 49 Wirtel, letzte 3 mm unbewirtelt	2,9 cm 33 Wirtel, letzte 0,7 mm unbewirtelt	19./7.
"	2,5 cm, bis auf die letzten 3 mm deutlich bewirtelt	4,4 cm vollkommen bewirtelt	3,6 cm vollkommen bewirtelt	9./9

Am 9./9. werden die Tiere getötet.

Ergebnisse. Bei gefangenen Mauereidechsen braucht es ca. 3 Sommermonate bis zur vollständigen Vollendung des Regenerationsprozesses. Die Regenerationsgeschwindigkeit zeigt bedeutende individuelle Schwankungen. Bei gleicher Länge sowohl des Stumpfes, wie des Amputates und gleicher Haltung und Pflege zeigen No. 1 und No. 3 ein ganz verschiedenes Verhalten. Dieses regeneriert im 1. Monat gar nicht, nachher aber dann um so schneller, um schließlich sogar noch jenes, das viel gleichmäßiger regenerierte, zu überholen.

Versuchsgruppe No. II.

3 Mauereidechsen werden durch intravertebralen Scherenschnitt etwa gleichgroße Stücke des Schwanzes amputiert — am 2./6. 1919.

Am 21./7., also nach 7 Wochen hatten sich bei allen dreien ansehnliche, schön bewirtelte Regenerate von 2,3 cm, 3 cm und 4,2 cm Länge entwickelt. Am 18./8. wurde eines der Versuchstiere im Terrarium tot aufgefunden. Am 8./9. maßen die Regenerate der

überlebenden 2,3 bzw. 5,1 cm. An diesem Tage wurden dieselben getötet.

Ergebnisse. 1. Wiederum die bedeutenden individuellen Schwankungen in der Regenerationsgeschwindigkeit, aber auch im Enderfolg. (Reg. von 5,1 cm bei dem einen und von nur 2,3 cm Länge bei dem anderen Versuchstier trotz gleicher Länge des Amputationsstumpfes bei beiden.) 2. Die Operationsweise — ob das mehr natürliche Abkneifen (siehe Versuchsgruppe I) oder ein Scherenschnitt — hat keinen Einfluß auf den Verlauf und das Resultat der Regeneration. Ich komme also hier zu einem anderen Ergebnis, als MISURI.

Versuchsgruppe No. III.

3 Mauereidechsen mit regeneriertem Schwanz werden etwa gleich große Stücke des Regenerates abgeschnitten — am 2./6. 19.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf norm. Abschn.	1,3 cm 8 Wirtel	0,9 cm 4 Wirtel	1,1 cm 6 Wirtel	
Stumpf reg. Abschn.	3 cm 26 Wirtel	2,5 cm 19 Wirtel	1,5 cm 12 Wirtel	
Amputat	4,2 cm 42 Wirtel	4,3 cm	4,7 cm 47 Wirtel	
Sek. Regenerat	0,25 cm	0,2 cm	0,6 cm	20./6.
" "	0,7 cm	† 27./6.	1,0 cm	7./7.
" "	1,1 cm 10 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt		1,1 cm	22./7.
" "	2,3 cm 33 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt		† Anfang August	19./8.
" "	unverändert, wird getötet			9./9.

Ergebnis. Bei der Regeneration von Regeneraten aus ist weder im Verlauf, noch im Erfolge der Regeneration ein Unterschied gegenüber der gewöhnlichen Regeneration zu erkennen.

Versuchsgruppe No. IV a.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz wird die Schwanzspitze abgeschnitten — enthaltend etwa die letzten 12 Schwanzwirbel — am 30./5.

	No. 1	No. 2	No. 3	
Stumpf	10,8 cm 62 Wirtel	9,8 cm 71 Wirtel	11,3 cm 70 Wirtel	
Amputation	3,2 cm 24 Wirtel	2,3 cm 24 Wirtel	2,6 cm 25 Wirtel	
Regenerat	0,1 cm	0,2 cm	0,5 cm	20./6.
"	0,7 cm	0,4 cm	0,5 cm	3./7.
"	0,7 cm 10 Wirtel, die letzten 2 mm unbewirtelt	0,6 cm 8 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	0,8 cm 12 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	22./7.
"	unverändert	0,8 cm 9 Wirtel, der letzte mm un- bewirtelt	1,1 cm 15 Wirtel, die letzten 3 mm unbewirtelt	19./8.
"	0,7 cm, vollkommen bewirtelt	unverändert	1,2 cm 27 Wirtel, bis zur Spitze be- wirtelt	1./9.

Versuchsgruppe No. IV b.

3 Mauereidechsen mit normalem Schwanz wird die Schwanzspitze abgeschnitten — enthaltend die letzten 5—8 Wirbel — am 12./7.

Nach 2 Monaten zeigt das eine der Versuchstiere (Amputat von 10 Wirteln bedeckt gewesen, enthielt also die letzten 5 Wirbel) keine Spur einer Regeneration, die beiden anderen dagegen entwickelten in dieser Zeit Regenerate von allerdings nur 1 mm Länge¹⁾ (bei ihnen enthielten die Amputate die 7 bzw. 8 letzten Schwanzwirbel).

Ergebnis. Ich kann MISURI's Angaben, daß je caudaler die Amputation, um so rascher die Regeneration erfolge, nicht bestätigen. Ja, das äußerste Ende des Schwanzes, etwa das, welches die letzten 6 Schwanzwirbel beherbergt, wird offenbar überhaupt nicht

1) Da infolge deren Kleinheit bei nur makroskopischer Betrachtung eine Täuschung möglich schien, wurden die „Regenerate“ einer histologischen Kontrolle unterworfen, die ihre Regeneratnatur bestätigte.

mehr regeneriert (vgl. die betreffende Angabe DAWYDOFF's im historischen Abschnitt (S. 303). Kurz vor dieser Stelle verstümmelt, regeneriert der Schwanz nur äußerst langsam und sehr kümmerlich. Erst bei einer Amputation etwa 12 Wirbel oberhalb der Spitze hat man mit der normalen Regeneration zu rechnen.

Versuchsgruppe No. V.

3 Mauereidechsen wird ein Stück des Schwanzes durch intervertebralen Scherenschnitt amputiert.

Nach einer Regenerationsdauer von 2—2½ Monaten zeigen sie sämtlich stattliche, vollkommen typische Regenerate von 3,8 cm, 4,2 cm und 5,5 cm Länge.

Die Röntgenaufnahmen der konservierten Schwänze ergeben deutlich den Ansatz der Regenerate an einer intervertebralen Schnittfläche, also an einem ganzen Wirbel (Taf. 9, Fig. 1 u. 2).

Versuchsgruppe No. VI.

6 Mauereidechsen wird der Schwanz so nahe bei der Cloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von 2—3 „gleichartigen“ Wirteln bedeckt ist.

Nach einer Regenerationsdauer von etwa 2 Monaten haben sie sämtlich ansehnliche Regenerate entwickelt, von 2 cm, 3 cm, 3,2 cm, 3,9 cm, 4 cm und 4,6 cm Länge.

Die Röntgenbilder ergeben einen Ansatz derselben am 3., an einer Bruchfläche des 4., am 4. und an einer Bruchfläche des 5. Caudalwirbels (s. Taf. 8, Fig. 6).

Versuchsgruppe No. VII.

6 Zauneidechsen wird der Schwanz so nahe bei der Cloake amputiert, daß der Stumpf nur noch von dem ersten der „gleichartigen“ Wirtel oder sogar nur von den ersten unregelmäßigen Wirteln bedeckt ist.

2 von diesen Tieren sterben im Verlaufe einiger Wochen.

Von den Überlebenden haben drei nach einem Monat deutliche Regenerationsknospen entwickelt.

Die Röntgenaufnahme eines von diesen Schwänzen ergibt einen Ansatz des Regenerates an einem kleinen Bruchstück des 3. Caudalwirbels (s. Taf. 8, Fig. 5).

Ergebnis: Regeneration erfolgt auch von einer Schnittfläche im Bereich der ungespaltenen Caudalwirbel. Die Regenerationszone ist also ausgedehnter als die Selbstamputationszone.

Versuchsgruppe No. VIII.

3 Mauereidechsen wird durch einen seitlichen intravertebralen Scherenschnitt das Schwanzende partiell gebrochen, „abgeknickt“. Sämtlichen 3 Versuchstieren fällt das abgeknickte Schwanzende früher oder später im Terrarium ab.

Interpretation: Der Schnitt ging offenbar zu tief und bewirkte so einen Mißerfolg, wie ihn DUGÈS und später MISURI erleben mußte und dessen Möglichkeit ja auch TORNIER wohl bekannt ist.

Versuchsgruppe No. IX.

6 Wirtel oberhalb der durch Autotomie entstandenen Bruchstelle wird bei einer Mauereidechse ein seitlicher Einschnitt gemacht und ein weiterer 8 Wirtel oberhalb hiervon.

Nach einem Monat ist von der Bruchstelle am Ende ein Regenerat von 0,8 cm Länge und von der Stelle des distalen seitlichen Einschnittes ein solches von 1,3 cm Länge hervorgewachsen. An der Stelle des proximalen seitlichen Einschnittes dagegen ist nur eine Vernarbung eingetreten.

3 Wochen später ist das Bild unverändert. Das Tier wird getötet und konserviert.

Die Röntgenaufnahme (Taf. 9, Fig. 3) ergibt an der Stelle des distalen Einschnittes eine totale Fraktur des betreffenden Schwanzwirbels, an der des proximalen Einschnittes aber nur eine partielle Fraktur.

Ergebnis: Der Ausfall dieses Versuches ist eine vollkommene Bestätigung der entsprechenden Angaben TORNIER's.

1. Durch Frakturierung von Wirbeln unter Erhaltung des Zusammenhanges der beiden gegeneinander abgeknickten Schwanzstücke durch die Weichteile lassen sich Mehrfachbildungen erzeugen.

2. Geht die Fraktur aber nicht weit genug, so bleibt der regenerative Vorgang aus.

Versuchsgruppe No. X.

3 Mauereidechsen mit regeneriertem Schwanz werden seitliche Einschnitte in die Regenerate gemacht.

Zwei von ihnen zeigen nach $1\frac{1}{2}$ Monaten nur eine Vernarbung an der Stelle des Einschnittes, während bei der dritten nach dieser Zeit von hier bereits ein Regenerat von 2,2 cm Länge hervorgewachsen ist. Dieses Tier wird weitergepflegt, jene werden getötet. Die Röntgenaufnahmen ihrer konservierten Schwänze zeigen, daß die Verletzung seinerzeit nur die Weichteile betraf, das Knorpelrohr aber intakt ließ.

Das regenerierte 3. Versuchstier hat nach weiteren $1\frac{1}{2}$ Monaten einen schönen Doppelschwanz, dessen eine (längere) Zacke von dem primären Regenerat gebildet wird, dessen andere (kürzere) Zacke ein sekundäres Regenerat ist.

Die Röntgenaufnahme dieses Schwanzes zeigt, daß die Verletzung seinerzeit das Knorpelrohr des primären Regenerates total durchtrennte und daß von dem Ende des cranialen Fragmentes nun das sekundäre Regenerat herausgewachsen ist (s. Taf. 9, Fig. 4).

Ergebnis: 1. Doppelschwänze können also auch durch partielle Ruptur im Bereiche von Regeneraten entstehen, wobei, wie in den bereits von TORNIER gemachten Versuchen die Wirbelsäule, das Knorpelrohr verletzt werden muß.

2. Der Versuch hat aber auch noch eine wichtige theoretische Bedeutung. TORNIER glaubt, und seine Versuche sprechen ja auch nicht dagegen, daß zur Erzeugung einer Mehrfachbildung am Eidechsen-schwanz außer der partiellen Ruptur noch peripher davon eine totale Ruptur gemacht werden muß, um so die Überernährung der Wundstelle, die dann eintritt, auszunutzen, welche er für die *causa movens* der Regeneration hält (vgl. S. 304).¹⁾ Der geschilderte von mir gemachte Versuch aber beweist, daß auch bei bloßer partieller Ruptur unter Erhaltung des ganzen abgeknickten Schwanzendes eine Regeneration zustande kommt. Eine Überernährung der Wundstelle ist da nicht möglich, da ja hier nichts weggenommen wurde und der ganze Schwanz noch da ist. Die *causa movens* der Regeneration muß demnach hier eine andere sein.

In späteren Arbeiten (1900 u. 1901) legt TORNIER offenbar auf die Überernährung als Ursache der Regeneration und damit auch der Mehrfachbildungen kein so großes Gewicht mehr. Immerhin vertritt er auch da noch im wesentlichen die gleiche Anschauung.¹⁾ „Es ist übrigens sehr bemerkenswert“, sagt er 1900, „daß diese Doppelschwänze (bei Amphibienlarven d. Verf.) von großer Vollkommenheit als Folgen eines einfachen Schnittes in den Schwanz der Tiere entstanden sind, während bei Eidechsen — allerdings sind bisher nur ältere daraufhin experimentell behandelt worden — Gabelschwänze von ähnlicher Größe nur dann zustande kommen,

1) Anm. bei der Korrektur: Wie Prof. TORNIER mir gütigst persönlich mitteilte, mißt er heute der Überernährung der Wundstelle für das regenerative Geschehen keinerlei wesentliche Bedeutung mehr zu. Nichtsdestoweniger erscheint mir jener Gedanke durchaus diskutabel und der Verfolgung wert.

wenn neben dem Schnitt, welcher die Wunde für die Stiefschwanzspitze erzeugte, ein anderer die eigentliche Schwanzspitze abtrennte, denn nur so erhielt jene Neubildung das Nährmaterial, welches für ihr starkes Wachsen notwendig ist. Während bei den vorliegenden Individuen (Amphibienlarven d. Verf.) die noch im Organismus steckende große Wachstumsintensität der überzähligen Schwanzspitze zugute kommt.“ Nun ist mir ja demgegenüber bei einer erwachsenen Eidechse durch einen bloßen Einschnitt die Erzeugung eines recht ansehnlichen Gabelschwanzes gelungen. Aber es ist dabei zu berücksichtigen, daß es sich um einen Einschnitt in ein Regenerat handelte, das ja bekanntlich besondere Strukturverhältnisse aufweist; möglicherweise steckt in einem solchen auch noch eine besonders große Wachstumsenergie, die auch ohne Überernährung der Wundstelle eine Regeneration auszulösen imstande ist, während bei Regeneration von der normalen Schwanzwirbelsäule aus doch eine Überernährung der Wundstelle notwendig sein könnte, worauf auch vielleicht der Ausfall meines entsprechenden Versuches (Gruppe IX) hinweist, indem hier sogar trotz gleichzeitiger Amputation der Schwanzspitze der Gabelschwanz nur kümmerlich ausfiel. Beweisend ist dieser Versuch natürlich nicht. Jedenfalls wäre die Frage einer einläßlichen Prüfung wert.

Zusammenfassung

der wichtigsten Resultate der vorliegenden Arbeit.

1. Für das Vorkommen einer wirklichen Selbstverstümmelung bei Lacertilern liegen jetzt exakte Beweise vor.

2. Aber nicht jeder Schwanzverlust in der Natur braucht — bei unseren heimischen Eidechsen wenigstens — eine Autotomie zu sein. Die große Brüchigkeit ihres Schwanzes gestattet auch leicht eine passive Ruptur.

3. Autotomie und passive Ruptur erfolgen an den gleichen Stellen. Ob die Eidechse den Schwanz abwirft, oder ob er ihr durch Druck oder Zug ausgerissen wird, immer geht der Bruch durch einen Wirbelspalt. Präformierte Bruchstelle und locus minoris resistentiae auch für Druck und Zug fallen hier zusammen.

4. Autotomie an frei flottierenden Schwanzenden ist nicht möglich. Sie kann nur durch Sförmige Krümmungen des Schwanzes zwischen 2 fixen Punkten zustandekommen.

5. Ob die Selbstamputation der Lacertilier außer als gewöhnlicher Reflex auch noch als psychogener Reflex oder gar unter dem

Einfluß des Willens sich abzuspielen vermag, ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln.

6. Im Bereiche eines Regenerates ist Selbstverstümmelung unmöglich, wohl aber können auch am Regenerat applizierte Reize eine solche auslösen, wofern nur der normale Schwanzabschnitt noch präformierte Bruchstellen enthält. Eine Eidechse kann also mehrmals autotomieren.

7. Sie kann aber auch mehrmals hintereinander autotomieren.

8. Die automatischen Bewegungen normaler Amputate, sowie von amputierten Regeneraten mit einem anhängenden Stück normalen Schwanzes sind wohl auf die vorangegangene Reizung des Rückenmarks zurückzuführen, die Bewegungen isolierter Regenerate dagegen wohl auf die vorangegangene Reizung der motorischen Nerven.

9. Die präformierten Bruchstellen am Lacertilerschwanze werden durch quere Spalte der Wirbel repräsentiert, die aber den Wirbel nicht ganz durchsetzen. Die beiden Spalthälften des Wirbels werden durch einen vielleicht stellenweise unterbrochenen peripheren Knorpelring und durch isolierte Knorpelbrücken verbunden, so daß bei jeder Schwanzruptur Knorpel verletzt werden muß.

10. Die Querteilung beginnt bei unseren einheimischen Eidechsen nicht, wie man bisher glaubte, konstant am 7. Schwanzwirbel. Die Verhältnisse variieren vielmehr, und variieren sogar individuell. Ja, die Regel scheint ein Beginn am 6. Schwanzwirbel zu sein; es kommt aber auch vor, daß schon der 5. Schwanzwirbel die Spaltung aufweist.

11. An der Querteilung nehmen Anteil die Processus transversi und die sekundären Dornfortsätze. Jene, d. h. quergeteilte Processus transversi, beginnen häufig um einen Wirbel früher, diese, die sekundären Dornfortsätze, manchmal um einen Wirbel später, als die Teilung der Wirbelkörper. Am Querfortsatz des 5. (6.) bis 8. oder 9. (7.) Caudalwirbels sind beide Zacken annähernd gleich entwickelt, die caudale aber eher stärker. An den folgenden Wirbeln ist die caudale Zacke des Querfortsatzes sehr verkümmert, so daß dieser hier einfach zu sein scheint. Die Ruptur geht zwischen den beiden Zacken der Querfortsätze und des sekundären Dornfortsatzes hindurch.

12. Der Intervertebralknorpel persistiert im Schwanze der Eidechsen zeitlebens. Er zerfällt in 3 Abschnitte: in eine dem Gelenkkopf, in eine der Gelenkpfanne entsprechende und in eine dazwischenliegende Partie, den Intervertebralknorpel im engeren Sinne.

13. Die Hämapophysen stehen intervertebral; sie setzen am jeweils cranialen Wirbel, sowie am Intervertebralknorpel im engeren Sinne an, gehören also vorwiegend dem cranialen Wirbel zu. Sie beginnen am 3. Caudalwirbel; doch gibt es auch hier individuelle Variationen.

14. Die Regenerationsgeschwindigkeit der Eidechsen unterliegt in bedeutendem Maße individuellen Variationen.

15. Das äußerste Ende des Schwanzes (Zone der ca. 6 letzten Wirbel) wird offenbar nicht regeneriert.

16. Im übrigen aber erstreckt sich die Zone der Regenerierbarkeit über den ganzen Eidechsenschwanz, fällt also nicht mit der Zone der Autotomie zusammen:

a) Regeneration erfolgt auch nach Amputation im Bereiche der vordersten — ungespaltenen — Caudalwirbel.

b) Auch von einer intervertebralen Schnittfläche aus kann der Schwanz regeneriert werden.

17. Regeneration von Regeneraten aus erfolgt in ganz gleicher Weise wie von normalen Schwanzstümpfen aus, als auch ebenso schnell.

18. Mehrfachbildungen lassen sich künstlich erzeugen durch partielle Ruptur, d. h. durch Totalfrakturierung des Skeletes unter einseitiger Erhaltung des Zusammenhanges der abgeknickten Fragmente durch die Weichteile. Nach unvollkommener Skeletfraktur kommt es, wie es scheint, zu keiner Regeneration. Nicht nur durch Wirbelfraktur, sondern auch durch solche des Knorpelrohres in einem Regenerate, also auch durch seitliche Einschnitte an Regeneraten lassen sich Doppelschwänze erzeugen.

- Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. HESCHELER für die Anregung zu dieser Arbeit, und ihm, sowie Fräulein Privatdozent Dr. M. DAIBER für das Interesse und die fortdauernde Unterstützung, die sie mir zu Teil werden ließen, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. J. STROHL bin ich für seine wertvollen Anregungen und Ratschläge, Herrn Dr. med. H. R. SCHINZ, Leiter des Röntgeninstituts des Kantonsspitals Zürich, für die Anfertigung der zahlreichen Röntgenaufnahmen, die die Arbeit erforderte, sehr verpflichtet.

Literaturverzeichnis.

- BOSC, L., Nouveau Dictionnaire d'hist. nat., Vol. 17, art. Lézard, 1817.
- BRONN, Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Vol. 6, Abt. 3. Reptilien. II. Eidechsen und Wasserechsen, 1890.
- BÜTSCHLI, O., Vorlesungen über vergl. Anatomie, 1910—1912.
- CONTEJEAN, CH., Sur l'autotomie chez la sauterelle et le lézard, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 61, p. 611—614, 1890.
- CUÉNOT, L., L'autotomie caudale chez quelques mammifères du groupe des rongeurs, in: CR. hebdomad. des Séances Soc. biol., Vol. 62, 1907.
- CUVIER, G., Recherches sur les ossements fossiles, Vol. 5, part. 2, 1824.
- DAWYDOFF, K., Zur Frage über die Autotomie der Eidechsen, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 29, 1898.
- DUGÈS, ANT., Mém. sur les espèces indigènes du genre Lacerta, inseré dans le cahier d'Avril du Vol. 16 Ann. Sc. nat, 1829.
- FAUSSEK, V., Die Autotomie und die Schmerzempfindlichkeit im Tierreich, in: Naturw. Wochenschr., Vol. 15, No. 23, 1900.
- FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien, 1885.
- FREDERICQ, L., Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe, in: Arch. Biol., Vol. 3, p. 235—240, 1882.
- , Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux, in: Arch. Zool. expér., Vol. 1 (2), p. 413—426, 1883.
- , L'Autotomie ou la mutilation active, in: Travaux du Laboratoire de LÉON FREDERICQ, Vol. 2, p. 201—221, 1888.
- , Ueber Autotomie, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 50, p. 600—602, 1891.
- , L'Autotomie ou la mutilation active dans le règne animal, in: Bull. Acad. roy. Belgique (3), Vol. 26, 1893, p. 758—772.

- FRENZEL, J., Ueber die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Tiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 50, p. 191—214, 1891.
- GACHET, H., Mém. sur la reproduction de la queue des reptiles sauriens, in: Act. Soc. LINN. Bordeaux, No. 36, 1834.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien, 1862.
- GLÜCKSELIG, M. CH., Ueber das Leben der Eidechsen, in: Verh. zool.-bot. Ver. Wien, 1863.
- GOETTE, A., Ueber den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbeltieren, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
- GROSSER, O., Metamere Bildungen der Haut der Wirbeltiere, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 80, 1906.
- HENNEBERG, B., Ueber Schwanzautotomie bei Säugern, in: Med.-naturw. Arch., Vol. 2, 1910.
- HOLFERT, SB. Ges. Isis Dresden, 1869.
- HOOKE, D., Die Nerven im regenerierten Schwanz der Eidechsen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 80, 1912.
- HYRTL, C. J., Ueber normale Querteilung der Saurierwirbel, in: SB. Akad. Wiss. Wien, 1853.
- KORSCHULT, E., Regeneration und Transplantation, Jena 1907.
- LEYDIG, FR., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, 1872.
- LUNDVALL, H., Ueber Demonstration embryonaler Knorpelskelete, in: Anat. Anz., Vol. 25, 1904.
- , Weiteres über Demonstration embryonaler Skelete, *ibid.*, Vol. 27, 1905.
- , Ueber Skelettfärbung und Aufhellung, *ibid.*, Vol. 40, 1912.
- MISURI, A., Ricerche sulla struttura della coda normale e rigenerata nella *Lacerta muralis* Merr., in: Boll. Soc. Zool. Italiana, 1910.
- MORGAN, TH. H., Regeneration bearbeitet von M. MOSZKOWSKI, Leipzig 1907.
- MÜLLER, E., Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Stuttgart, Jg. 52, SB. 85, Ueber die Abstoßung und Regeneration des Eidechsenchwanzes, 1896.
- MÜLLER, H., Ueber Regeneration des Rückenmarks und der Wirbelsäule bei Tritonen und Eidechsen, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 5, 1864.
- NEEDHAM, M., Nouvelles observations microscopiques avec des découvertes intéressantes sur la composition et la décomposition des corps organisés, Paris 1750.
- PRZIBRAM, H., Experimentelle Zoologie. II. Regeneration, Leipzig und Wien 1909.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms. I (Vorwort), Leipzig 1896.
- RANKIN, D. R., On the structure and habits of the Slowworm (*anguis fragilis*), in: Edinburgh New Philos. Journ., Vol. B (N. S.), 1857.

- RIGGENBACH, E., Die Selbstverstümmelung der Tiere, in: *Ergebn. Anat. Entwicklungsgeschichte*, Vol. 12, 1902.
- SPALTEHOLZ, W., Ueber das Durchsichtigmachen menschlicher und tierischer Präparate, 1. Aufl., Leipzig 1911.
- , —, 2. Aufl., Leipzig 1914.
- STEHLE, G., Ueber die Beschuppung der Reptilien, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 46, 1910.
- SUMNER, F. B. and H. H. COLLINS, Autotomy of the tail in Rodents, in: *Biol. Bull.*, Vol. 34, No. 1, 1918.
- THÉVENOT, in: *Mém. Acad. sc.*, Vol. 2, 1686.
- TORNIER, G., Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmaßen von Molchen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20, 1897.
- , Ueber Amphibiengabelschwänze und einige Grundgesetze der Regeneration, in: *Zool. Anz.*, Vol. 23, 1900.
- , Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingbildungen, in: *Zool. Anz.*, Vol. 24, 1901.
- , *Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Art. Reptilien*, 1913.
- VAN TRIGT, H., La dermatométrie du lézard, in: *Arch. Néerland. Physiol. de l'homme et des animaux*, Vol. 2, Livr. 1, p. 51, 1917.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

Fig. 1. Schwanzbruchstück von einem passiven Zerreißungsversuch am Schwanz einer toten *Lacerta muralis*, von der Seite gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* craniale, *b* caudale Spalthälfte des Wirbels. *pr* präformierte Bruchstelle. *i* Intervertebralknorpel. *h* Hämapophyse. *g* Gelenkfortsätze. *s* sekundärer Dornfortsatz. *s*₁ craniale, *s*₂ caudale Spalthälfte des sekundären Dornfortsatzes.

Fig. 2. Ganzer Schwanzwirbel und craniales Bruchstück eines solchen von *Lacerta muralis*, von der Seite gesehen. Aufhellungspräparat. 20:1. *w* ganzer Wirbel. *w*₁ craniale, *w*₂ caudale Spalthälfte. *pr* präformierte Bruchstelle. *i* Intervertebralknorpel im weiteren, *i. s. s* im engeren Sinne. *k* dem Gelenkkopf, *pf* der Gelenkpfanne entsprechende Partie des Intervertebralknorpels. *h* Hämapophyse. *d* Dornfortsatz. *g* Gelenkfortsätze. *i. l* Intervertebralloch. *s* sekundärer Dornfortsatz. *s*₂ caudale Spalthälfte des sekundären Dornfortsatzes.

Fig. 3. Normales Schwanzende von *Lacerta muralis* mit der Schuppenbedeckung. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* ein Wirbel von 2 Schuppenwirteln bedeckt. *pr* präformierte Bruchstelle (Wirbelspalt). *i* Intervertebral-

knorpel (auch hier vollkommen kontinuierlich). *b* knöchernes Ende der Wirbelsäule, offenbar aus 2 verschmolzenen Wirbeln bestehend.

Fig. 4. 7. Schwanzwirbel und craniales Bruchstück des 8. von *Lacerta muralis*, von oben gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* 7. Caudalwirbel. *b* craniales Bruchstück des 8. Caudalwirbels. *c* craniale, *d* caudale (voll entwickelte) Zacke des Querfortsatzes. *e* Dornfortsatz. Die Ruptur erfolgt zwischen beiden Zacken des Querfortsatzes, wie aus dem Bruchstück ersichtlich ist. (Die Gelenkfortsätze sind an dem Präparat nicht sichtbar, ebenso in Fig. 5).

Fig. 5. 13. Schwanzwirbel und craniales Bruchstück des 14. von *Lacerta agilis*, von oben gesehen. Aufhellungspräparat. 10:1. *a* 13. Caudalwirbel. *b* craniales Bruchstück des 14. Caudalwirbels. *c* craniale Zacke des Querfortsatzes. *d* caudale (verkümmerte) Zacke des Querfortsatzes. *e* Dornfortsatz. Die Ruptur erfolgt zwischen beiden Zacken des Querfortsatzes, wie aus dem Bruchstück ersichtlich ist.

Tafel 8.

Sämtliche Röntgenaufnahmen im Röntgeninstitut des Kantonspitals Zürich. Leiter: Herr Dr. H. SCHINZ.

Fig. 1. Röntgenaufnahme der $12\frac{1}{2}$ vordersten Caudalwirbel einer *Lacerta agilis* in der Dorsalansicht. 4:1. Man erkennt die beiden Sacralwirbel an ihren miteinander verwachsenen Querfortsätzen, mit denen das Darmbein artikuliert. Es folgen die Caudalwirbel, 12 an der Zahl, an der Bruchstelle, dann noch die craniale Hälfte des 13. Caudalwirbels. Bei genauerer Betrachtung entdeckt man am 6. Caudalwirbel die erste präformierte Bruchstelle, die sich durch eine feine Querlinie kenntlich macht. Die Querlinien zwischen 5. und 6., sowie am 9. Caudalwirbel beruhen auf Plattenverletzungen.

Fig. 2. Röntgenaufnahme der $8\frac{1}{2}$ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat von *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Man orientierte sich an den beiden Sacralwirbeln. Der 6. Caudalwirbel zeigt als erster die Querteilung.

Fig. 3. Röntgenaufnahme der $12\frac{1}{2}$ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat einer *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Der erste gespaltene Caudalwirbel ist der 7.

Fig. 4. Röntgenaufnahme der $7\frac{1}{2}$ vordersten Caudalwirbel mit anschließendem Regenerat einer *Lacerta muralis* in der Dorsalansicht. 4:1. Hier sieht man schon am 5. Caudalwirbel sehr scharf die erste präformierte Bruchstelle.

Fig. 5. Röntgenaufnahme eines Schwanzstummels mit Regenerationsknospe aus Versuchsgruppe VII. 4:1. Man sieht das Regenerat an einem ganz kleinen Bruchstück des 3. Caudalwirbels ansetzen.

Fig. 6. Röntgenaufnahme eines fertig regenerierten Schwanzes aus Versuchsgruppe No. VI. 4:1. Das Regenerat setzt an einer Bruchfläche im Bereiche des 4. Caudalwirbels an.

Tafel 9.

Fig. 1 u. 2. Röntgenaufnahmen zweier fertig regenerierter Schwänze aus der Versuchsgruppe No. V. $2\frac{1}{2} : 1$. Die Regenerate setzen am 17., bzw. 16. Schwanzwirbel an.

Fig. 3. Röntgenaufnahme des Versuchstieres von Gruppe No. IX bei 5facher Vergrößerung. Auf der Höhe des 14. Caudalwirbels (Stelle des proximalen Einschnittes) sieht man eine leichte Abknickung, der eine oberflächliche Fraktur des Wirbels zugrunde liegt. Der 18. Caudalwirbel ist total frakturiert; von der Frakturstelle ist eine zweite Schwanzspitze hervorgewachsen.

Fig. 4. Röntgenaufnahme eines Doppelschwanzes nach partieller Ruptur im Bereiche des Regenerates. $5 : 1$. An der cranialen Hälfte des 9. Caudalwirbels setzt das primäre Regenerat an. In dieses war seinerzeit ein seitlicher Einschnitt gemacht worden, der, wie man sieht, das Knorpelrohr total durchschnitt und zur Abknickung des Schwanzendes führte. Von der Stelle dieses Einschnittes und zwar von dem cranialen Fragment des durchschnittenen Knorpelrohres ist das sekundäre Regenerat hervorgewachsen, welches nun die überzählige Schwanzspitze repräsentiert. Diese liegt jetzt in einer Richtung mit jenem, so daß sie das ursprüngliche Schwanzende zu sein scheint. (Die Enden der beiden Schwanzspitzen sind an dem Objekt natürlich nicht abgestutzt, wie auf der Photographie; die äußersten Schwanzspitzen gingen nur nicht mehr auf die Platte.)

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Furchung von *Tubifex rivulorum* LAM.

Von

Andreas Penners.

Mit Tafel 10—11 und 35 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

A. Einleitung.

B. Beschreibender Teil.

1. Ausbildung der Polplasmen.
2. Erste Furchungsteilung.
3. Zweite Furchungsteilung.
4. Dritte Furchungsteilung, Bildung des ersten Mikromerenquartetts.
5. Vierte Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten. Bildung des ersten Somatoblasten.
6. Fünfte Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten. Vollendung des zweiten Mikromerenquartetts.
7. Sechste Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten. Bildung der Mesodermmutterzelle. Vervollständigung des dritten Mikromerenquartetts.
8. Bildung der beiden Urmesodermzellen, sowie der vorderen Telo-blastenmutterzelle.
9. Sprossung der Mesodermzellreihen. Bildung der Neuroblasten und der primären vorderen Myoblasten.

C. Allgemeiner Teil.

1. Übersicht über die Furchung von *Tubifex rivulorum*.
2. Vergleichende Schlußbetrachtungen.

A. Einleitung.

Über die Furchung und Keimblätterbildung der Oligochäten liegen eine Reihe von Untersuchungen vor, von denen jedoch keine zu lückenlosen Ergebnissen geführt hat. Die meisten älteren Forscher konnten schon wegen der damals noch mangelhaften Untersuchungsmethode nicht zu befriedigenden Resultaten gelangen. So haben z. B. die Untersuchungen an *Tubifex* und *Lumbricus* von D'UDEKEM (1854—1856), an *Lumbricus* von RATZEL und WARSCHAVSKY (1868) und von BUČINSKY (1881) und an *Branchiobdella* von SALENSKY (1887) heute für uns geringen Wert. Höher einzuschätzen sind schon die Untersuchungen von KOWALEVSKY (1871) über *Rhynchelmis* und *Lumbricus*, von HATSCHKE (1876—1878) über *Lumbricus rubellus* und *Criodrilus lacuum* und von KLEINENBERG (1880) über den Regenwurm. Das was die bisher genannten Arbeiten herausgebracht haben, hat VEJDOVSKÝ am Eingang seiner Entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zusammengestellt und besprochen. Daher gehe ich auf sie nicht ein. Dagegen verdienen die Beobachtungen VEJDOVSKÝ's (1888—1892) über *Rhynchelmis* und *Lumbricus*, WILSONS (1889) und BERGH's (1890) über den Regenwurm um so mehr Bedeutung.

Tabelle I erläutert an einem von mir nach VEJDOVSKÝ's und BERGH's Angaben zusammengestellten Schema die Furchung von *Rhynchelmis*: Auf ein 4zelliges Stadium, das aus einem großen, dorsalen Blastomer *D* und 3 kleineren besteht, nämlich 1 linken *C*, 1 ventralen *B* und 1 rechten *A*, folgt durch Abschnürung eines Mikromenkranzes ein 8-Zellenstadium, *1A—1D* und *1a—1d*, das nach Entstehung und Anordnung der Zellen dem Spiraltypus der Furchung entspricht, abgesehen von der Vertauschung der *A*- und *C*-Zellen. Dasselbe Stadium bildete auch KOWALEVSKY schon ab, doch ließ er es erheblich anders zustande kommen. Ich habe in dem Schema die Bezeichnungsweise angewandt, die für den Spiralfurchungstyp jetzt wohl allgemein üblich ist. Die 3 Makromeren *1A—1C* geben nun zum animalen Pol hin weitere Mikromeren ab, deren Zahl nicht festgestellt ist. Jedenfalls dauert diese Abgabe von Mikromeren so lange, bis die Makromeren kein hyalines Plasma mehr besitzen, sondern nur noch aus Dotterkugeln bestehen. Die abgeschnürten Mikromeren liefern Ektoderm, die übrigbleibenden Makromeren, *xA*, *xB*, *xC* Entoderm. *1D*, im 8-Zellenstadium dadurch ausgezeichnet, daß es allein die Polplasmen des Eies bekommen hat, verhält sich auch anders als die übrigen Makromeren. Diese Zelle

läßt nach VEJDOVSKÝ 3 Mesomeren, *2d*, *3d*, *4d*, dorsal animalwärts sprossen; Mesomeren werden sie genannt, weil sie an Größe zwischen den Mikromeren und Makromeren stehen. Auf diese Weise entledigt sich *1D* der Polplasmen, die gleichmäßig an *2d*—*4d* verteilt werden. *4d* liefert den Mesodermstreif. *2d* und *3d* teilen sich in einer ganz regelmäßigen Weise zu Ektodermzellen auf. Das Makromer *4D* bildet Entoderm. Die Regelmäßigkeit der Aufteilung von *2d* und *3d* hat nun BERGH (1890) benützt, um zu zeigen, daß wir hier den ektodermalen Bestandteil eines Keimstreifens vor uns haben, der mit dem der Hirudineen fast vollkommen übereinstimmt, und

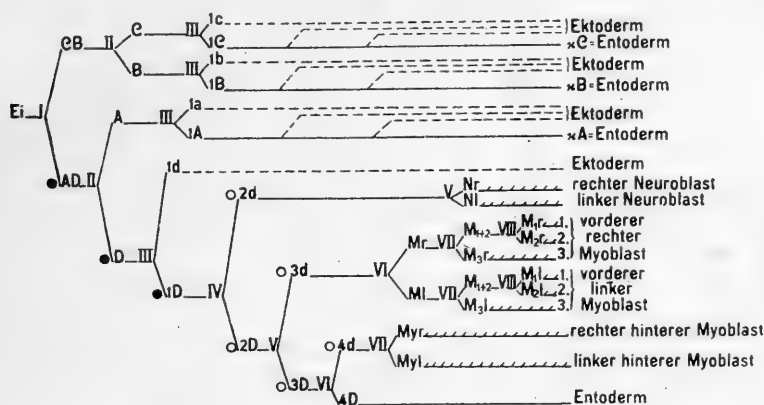


Tabelle 1.

Furchungsschema für *Rhynchelmis* (nach VEJDOVSKÝ's und BERGH's Angaben). Gleichzeitig erfolgende Teilungen sind senkrecht untereinander verzeichnet; Strichelung deutet an, daß das Weitere nicht ganz geklärt ist. Der Verbleib der Polplasma ist durch Beifügung dicker Punkte, ihre Aufteilung durch kleine Kreise angedeutet.

wie er bei *Lumbricus* von WILSON (1889) entdeckt worden ist. BERGH sagt dazu folgendes: „Diese drei Zellen (2d—4d) teilen sich jede in zwei, so daß sie jetzt in bilateraler Anordnung hintereinander liegen. Das hinterste Zellenpaar persistiert, wie von KOWALEVSKY und VEJDVSKÝ übereinstimmend angegeben wurde, als die Urmesodermzellen; von den zwei anderen behaupte ich, daß das vordere dem Neuroblasten, das mittlere dem primären äußeren Myoblasten bei *Lumbricus* entsprechen, . . . Die primären äußeren Myoblasten teilen sich nach und nach in drei Paar von Urzellen.“ Für den Spiraltypus der Furchung von *Rhynchelmis* sprechen also: 1. Der Bau des 8-Zellenstadiums, 2. das Verhalten der Makromeren

1A—1C mit ihren Abkömmlingen, 3. in gewisser Hinsicht wenigstens die Teilungsvorgänge im D-Quadranten.

Die Furchung von *Lumbricus*, die eine sehr große Anzahl von Forschern beschäftigt hat, ist noch weniger befriedigend geklärt. Offenbar ist eine Untersuchung der Regenwurmembryonen sehr erschwert durch die große individuelle Variabilität, die besonders WILSON hervorhebt. Hier spricht eigentlich nur das vielfach beobachtete 8-Zellenstadium für den Spiraltypus der Furchung. Weiter ist bei *Lumbricus* ein Keimstreif festgestellt worden und zwar zuerst von WILSON (1889), dem es allerdings nicht gelungen ist, dessen Entstehung zu zergliedern. BERGH (1890) ist schon wesentlich tiefer in die Erkenntnis dieser Verhältnisse eingedrungen, und auch VEJDOVSKÝ hat sich durch dessen Untersuchungen und durch spätere eigene Beobachtungen vom Vorhandensein des Keimstreifs bei den Oligochäten überzeugen lassen. BERGH hat bei *Lumbricus* ein jüngstes Keimstreifstadium gefunden, das jederseits aus 3 großen Zellen besteht: 1. *My* = hinterer Myoblast oder Urmesodermzelle, 2. *N* = Neuroblast und 3. *M* = primärer vorderer Myoblast, aus dem die 3 sekundären vorderen Myoblasten durch Teilung hervorgehen. Jeder von diesen 3 Teloblasten hat nach vorn schon eine kurze Reihe kleiner Zellen gesproßt. Von diesem Stadium ausgehend hat BERGH die Weiterentwicklung in einigermaßen befriedigender Weise festgestellt, worauf ich nicht näher eingehe. Erwähnt sei noch eine Arbeit von ROULE (1889) über einen marinen Oligochäten. Ihre Ergebnisse haben für uns keinen Wert. Denn die Untersuchungen ROULE's machen keinen vertrauenerweckenden Eindruck, wie schon BERGH (1890) ausgeführt hat.

Nach diesem Überblick können wir mit Bestimmtheit sagen, daß in der Entwicklung der Oligochäten ein Keimstreif, wie wir ihn bei den Hirudineen haben, eine wesentliche Rolle spielt, also 10 große Zellen, die am Hinterende des jungen Embryos dorsal zu 5 jederseits der Medianen liegen und davon ausgehend je 5 entsprechende Reihen kleiner Zellen, die aus jenen großen hervorsprossen und sich an der rechten bzw. linken Seite des Embryos nach vorn erstrecken. Ferner können wir annehmen, daß die Furchung nach dem allgemeinen Spiraltypus der Polychäten verläuft, wobei die beiden Zellen *2d* und *4d*, die außer anderem den Spiraltypus kennzeichnen, auch hier auftreten. Sie geben den ektodermalen bzw. mesodermalen Bestandteilen des Keimstreifs ihren Ursprung. Im einzelnen bestehen aber noch große Schwierigkeiten, die sich der

Einreihung der Oligochätenfurchung in den allgemeinen Spiraltypus der Anneliden entgegenstellen, und überhaupt ist eine ganz genaue Zellfolge noch für keinen Oligochäten beschrieben.

Als ein geeignetes Objekt zur Untersuchung der Furchung und Keimblätterbildung erwies sich *Tubifex rivulorum* LAM. Diese Art war schon früher von D'UDEKEM, KOWALEVSKY und VEJDOVSKÝ benutzt worden. Diese beiden letzten erwähnen wenigstens, daß die Furchung von *Tubifex* ähnlich wie die von *Rhynchelmis* verlaufe.

In 5 bis 10 flachen, mit Schlamm und Wasser gefüllten Gläsern wurden *Tubifex* in großer Zahl gehalten. Jeden 2. bis 3. Tag wurde der ganze Inhalt dieser Aquarien in einem feinen Netz unter dem schwachen Strahl einer Wasserleitung ausgewaschen. Der Rückstand, zur Hauptsache Würmer und Kokons, kam in Schalen mit klarem Wasser und hieraus konnten die Kokons mit Leichtigkeit gesammelt werden. So erhielt ich in den Monaten Juli und August des Jahres 1919 etwa 5000—7000 Kokons. Von da ab wurde die eigentliche Sammeltätigkeit eingestellt. Nur soweit lebendes Material während der ganzen Untersuchung gebraucht wurde und auch sonst für einzelne Stadien wurde immer wieder auf die Aquarien zurückgegriffen, die bei Zimmertemperatur auch im Winter ständig genügend Kokons lieferten. Die Eier wurden innerhalb der Kokons, nach Vorversuchen mit verschiedenen Fixierungsmitteln, hauptsächlich mit BOVERI's Pikrinessigsäure fixiert. Gute Resultate erhielt ich auch mit Chromessigsäure und FLEMMING's starkem Gemisch. Sublimatgemische erwiesen sich hier weniger günstig.

Die Eier wurden zur weiteren Untersuchung in Schnittserien zerlegt, dabei vorher entweder aus den Kokons herauspräpariert, oder auch darin gelassen. In letzterem Falle mußten die Kokons wenigstens angeschnitten werden, was gewöhnlich in 50—60% Alkohol geschah. Damit der Dotter nicht zu spröde wurde, kamen die Kokons sowohl wie einzelne Eier nur kurze Zeit in Alkohol absolut. (2—3 Min.), Alkohol + Xylol (3 Min.), reines Xylol (2 Min.), etwas länger in Xylol + Paraffin ($\frac{1}{2}$ —1 Stunde) und wiederum nur ganz kurz in reines Paraffin (2—3 Min.). Letzteres wurde während dieser kurzen Zeit 2mal gewechselt. Nach diesem Einbettungsverfahren ließen die Eier sich recht gut schneiden. Die 10—15 μ dicken Schnitte wurden meist mit Hämatoxylin-DELAFIELD und Orange G oder Pikrokarmín gefärbt.

. Von jedem Stadium wurden mehrere Serien, die aus 30 bis 40 Schnitten bestanden, mit dem Zeichenapparat durchgezeichnet unter Verwendung von: ZEISS Obj. C, Ok. 2 und zwar in Höhe des Objekttisches. Im einzelnen wurde so vorgegangen: Die Schnittserien waren alle in derselben Reihenfolge von links nach rechts aufgeklebt, so daß der erste Schnitt mit der Schnittfläche auf dem Objektträger lag, der letzte sie aber dem Deckgläschen zukehrte. Dementsprechend wurde der erste Schnitt links zuerst, der letzte rechts zuletzt gezeichnet. Die erste Hälfte der Schnitte einer Serie wurde durch Übereinanderpausen auf durchsichtigem Papier zu einem körperlichen Bilde vereinigt, das mithin eine Ansicht auf die zuerst abgeschnittene Eihälfte bot. Genau so, aber von hinten angefangen wurde auch die zweite Eihälfte zusammengesetzt. Diese zweite Rekonstruktion mußte natürlich spiegelbildlich umgekehrt werden. Alle Textfiguren sind so hergestellte Rekonstruktionen. Zur Kontrolle der Rekonstruktionen diente die Untersuchung von lebenden Eiern und von Totalpräparaten.

Zum Verständnis der Textfiguren ist folgendes zu bemerken: Die einzelnen Zellen sind dem Spiraltypus entsprechend benannt. Die Makromeren sind durch wenige, punktiert gezeichnete kleine Kreise, die Mikromeren stark punktiert hervorgehoben; der 1. Somatoblast und die aus ihm entstehenden Teloblasten sind durch kurze, dünne wellige Striche gekennzeichnet, der 2. Somatoblast und die Urmesodermzellen ganz fein und dicht punktiert, während die abgeschnürten Mesodermzellen weiß gehalten sind. Die Tafelabbildungen sind ausschließlich Zeichnungen nach Schnitten. Die Textfiguren wurden beim Druck auf $\frac{3}{5}$ ihrer Größe verkleinert.

Die Anregung zu dieser Arbeit erhielt ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. W. SCHLEIP. Es sei mir gestattet, ihm an dieser Stelle für die Anregung und für seine wertvollen Ratschläge, mit denen er mich ständig unterstützte, herzlich zu danken.

B. Beschreibender Teil.

1. Ausbildung der Polplasmen.

Die Reifung und Befruchtung des Eies von *Tubifex* hat schon GATHY (1900) ausführlich beschrieben. Auf die dabei zu beobachtenden feineren Erscheinungen hinsichtlich der Kernverhältnisse gehe ich daher nicht ein, zumal es auch mir, ebenso wie GATHY, nicht gelungen ist, das Eintreten des Spermas und seine Umbildung zum

männlichen Vorkern zu beobachten. Um so mehr verdienen die plasmatischen Verhältnisse während der Reifung, über die GATHY keine Angaben macht, eine genauere Betrachtung.

Die Größe der Eier, die bald nach der Ablage kugelförmig sind, schwankt zwischen 0,3—0,5 mm im Durchmesser. Die Unterschiede können mithin recht beträchtlich sein (Fig. 1—7, Taf. 10). Zu dieser Zeit, in der die 1. Richtungsspindel fertig ausgebildet ist aber noch im Innern des Eies liegt, sind Nahrungsdotter und Bildungsplasma gleichmäßig verteilt (Fig. 1, Taf. 10). Das Ei besteht aus einem feinen, körnigen Plasmaretikulum, in dessen Maschen verhältnismäßig große Dotterkugeln eingelagert sind. Die 1. Richtungsspindel liegt in einem kleinen Bezirk dotterfreien Plasmas. Die Oberfläche des Eies ist, abgesehen von der plasmatisch erscheinenden, zarten inneren Eihaut (*i*) nicht besonders differenziert. Man sieht nur in den Schnitten (Fig. 1, Taf. 10) wie das Plasmaretikulum ohne besonderen Übergang an die innere Eihaut herantritt. Die äußere Eihaut (*äu*) steht beim lebenden Ei sowohl wie in den Präparaten von der inneren weit ab und ist in den Schnitten von dieser getrennt durch eine schwach fädige bis flockige Struktur. Wenn im folgenden von der Eioberfläche gesprochen wird, so ist damit immer die innere Eihaut gemeint.

Die Abschnürung der beiden Richtungskörper geschieht in der von GATHY angegebenen Weise. Dabei sind am lebenden Objekt die von VEJDOVSKÝ und MRÁZEK (1903) beschriebenen amöboiden Bewegungen jedesmal sehr gut zu beobachten. Zunächst plattet sich das Ei an den beiden Polen etwas ab. Kurz darauf ziehen meridional vom vegetativen zum animalen Pol verlaufende Furchen, die anfangs ganz flach sind, so daß wir im Schnitt nur eine wellige Eioberfläche bekommen, bald aber sehr tief einschneiden (Fig. 3 u. 7, Taf. 10). Nach einer recht beträchtlich schwankenden Zeitdauer wird die Oberfläche von Querfurchen durchzogen, und das Ei macht den Eindruck als sei es ganz unregelmäßig gefurcht. Wer zum erstenmal diese Erscheinung sieht, ist höchst erstaunt, wenn er nach kurzer Zeit wiederum ein schön ovales Ei unter seinem Mikroskop hat.

VEJDOVSKÝ und MRÁZEK halten diese Beweglichkeit für den Ausdruck erhöhter Lebenstätigkeit der Eier am Anfang ihrer Entwicklung. Ich möchte einen Schritt weitergehen und behaupten, daß diese Bewegungen die Bedeutung haben, die Eisubstanzen während der Reifung umzulagern. Diese Umordnung führt zur Ausbildung von Polplasmen, wie sie außer bei anderen Tierformen schon bei

Hirudineen und *Rhychelmis* eingehend beschrieben worden sind. Es sind dies Ansammlungen von Bildungsplasma an den beiden Eipolen, die meist aus 2 verschieden dicht gebauten Teilen bestehen, einem mehr außen gelegenen, dichteren, der daher dunkler färbbar ist, und einem dem Innern des Eies zugekehrten, der lockerer und deshalb nicht so stark färbbar ist (Fig. 4—6, Taf. 10). Dieser innere Teil muß ziemlich dünnflüssig sein; denn hier treten in den Präparaten sehr oft Schrumpfungen ein. Genau so verhält sich, wie ich hier schon erwähnen möchte, das Zentroplasma während der Vorbereitung zur 1. Furchungsteilung. Auch dort treten vielfach Schrumpfungen auf. Man kann sich vielleicht die Bildung der Polplasmen folgendermaßen erklären: Während der amöboiden Bewegungen kommt die innere Eihaut zweifellos mit sehr vielen Plasmateilchen des Inneren in Berührung, namentlich durch das tiefe Einschneiden der schon besprochenen Furchen (Fig. 7, Taf. 10). Wo nun die Eihaut im Innern liegende Plasmateilchen berührt, werden sie von ihr angezogen. Hat die Anlagerung eine gewisse Stärke erreicht, für die ich allerdings kein bestimmtes Maß angeben kann und die auch individuell verschieden sein mag, dann strömen diese Plasmateilchen längs der Eihaut von der Äquatorialzone zu den beiden Polen hin, wie es WHITMANN (1878) für *Clepsine* und VEJDOVSKÝ (1888) für *Rhynchelmis* beschrieben haben. Damit ist die Ansammlung noch nicht beendet, sondern es strömt auch weiterhin noch längere Zeit Protoplasma polwärts.

Die Reifungserscheinungen und Polplasmabildungen laufen für gewöhnlich in zwei getrennten Abschnitten und in genauer zeitlicher Aufeinanderfolge ab, etwa nach der Reihe: 1. Abschnürung des 1. Richtungskörpers; 2. amöboide Bewegungen und Anlagerung innerer Plasmateilchen an die Eihaut; 3. Abrundung des Eies und gleichzeitiges Auseinanderweichen des peripheren Plasmasaumes von der Äquatorialzone zu den Polen hin; 4. Wiederholung der unter 1—3 genannten Vorgänge im Zusammenhang mit der Abschnürung des 2. Richtungskörpers. Manchmal ist die Aufeinanderfolge nicht so regelmäßig. Dafür spricht das Ei, nach dem Fig. 7, Taf. 10 hergestellt ist. Es hat beide Richtungskörper schon abgeschnürt; die Wanderspür des weiblichen Vorkernes ist schon resorbiert, und trotzdem befindet es sich in der offenbar verspätet eingetretenen zweiten Beweglichkeitsperiode. Polare Plasmaansammlungen, die im Zusammenhang mit der 1. Richtungskörperbildung hätten entstehen müssen, und wie sie z. B. der Embryo in Fig. 2, Taf. 10

zeigt, sind hier nicht vorhanden, dagegen befindet sich unter der ganzen Oberfläche ein dünner Plasmasaum.

Wenn das Ei endgültig zur Ruhe gekommen ist, sind immer 2 wohl ausgebildete Polplasmen vorhanden, und zwar besitzen sie entweder eine Form, wie sie Fig. 5, Taf. 10 zeigt oder die der Fig 6 Taf. 10; im ersten Falle bilden beide Polplasmen einen Kugelabschnitt von gleicher Form und Größe, im zweiten sind beide verschieden geformt; die animale Ansammlung besteht hier aus einem Ring dichten, stark färbbaren Plasmas. Die Öffnung des Ringes ist ausgefüllt von lockerem Plasma, das sich ebenfalls zwischen den Ring und zwischen den Dotter einschiebt. Am vegetativen Pol bildet das dichte Plasma einen rundlichen Kern, den eine unregelmäßige Hülle umgibt, die locker gebaut ist.

SCHLEIP (1914a) erwähnt, daß bei *Clepsine* die Wanderspur des weiblichen Vorkernes nicht immer genau vom Zentrum des animalen Poles herkomme. Er gibt auch eine Abbildung dafür, ohne jedoch das Zustandekommen einer solchen Spur erklären zu können. Dies ist für *Tubifex* vielleicht möglich, wenn wir uns Fig. 2, Taf. 10 daraufhin etwas genauer anschauen. Hier sind die Reste der 2. Richtungsspindel noch vorhanden als feine Fäden. Sie verlaufen nicht gerade vom 2. Richtungskörper zum Furchungskern, sondern sie sind an einer Stelle deutlich geknickt. Es ist sehr leicht möglich, daß dies durch die Bewegung verursacht ist, die das Eiinnere während der Reifung vollführt.

Der Ort der Richtungskörperbildung ist für gewöhnlich die Mitte des animalen Polfeldes. Die Verbindung dieses Punktes mit der Mitte des vegetativen stellt die Eiachse dar. Die beiden Richtungskörper verändern zwischen der äußeren und inneren Eihaut bei der Weiterentwicklung des Eies ihre Lage oft recht erheblich. Beim lebenden Ei sieht man vielfach sehr schön, wie sie in dem ganz durchsichtig erscheinenden Zwischenraum zwischen den beiden Eihäuten verschoben werden. Ob bei *Tubifex* der animale Pol leichter ist als der vegetative oder umgekehrt, darüber möchte ich keine endgültige Entscheidung treffen, doch bezweifle ich einen solchen Schwereunterschied. Denn ich habe in unverletzten Kokons sowohl bei lebenden Eiern wie in Schnittserien die verschiedensten Lagebeziehungen gefunden. Sehr oft habe ich gereifte, noch ungefurchte Eier zu zweit in einem Kokon geschnitten, beide genau in ihrer Längsachse getroffen; dabei wandten sie sich bald den ani-

malen Pol zu, bald den vegetativen; bald waren beide Pole gleichgerichtet.

2. Erste Furchungsteilung.

Die 1. Furchung verläuft stark inäqual. Durch eine Ebene die an den Polplasmen vorbeiführt und zur Eiachse so geneigt ist, daß sie dem vegetativen Pole näher liegt als dem animalen, wird das Ei in eine große Zelle *CD* und eine kleine *AB* zerlegt. Der Größenunterschied ist ganz beträchtlich. *CD* ist mindestens 4 bis 5 mal so groß als *AB* (Textfig. B u. C). Es kommt dies dadurch zustande, daß die 1. Furchungsspindel allmählich eine entsprechende Lage einnimmt. Sie ist heteropol, hat anfangs eine gedrungene Form und steht annähernd senkrecht zur Eiachse; dabei liegt das größere Zentrosom mitten zwischen den beiden Polplasmen, das

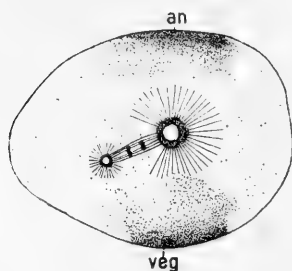


Fig. A.

Ungeteiltes Ei mit 1. Furchungsspindel.
an animales, *veg* vegetatives Polplasma.

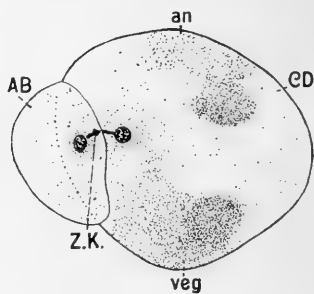


Fig. B.

Ruhendes 2-Zellenstadium in Richtung der Äquatorialebene gesehen. *an* animales, *veg* vegetatives Polplasma. *Z.K.* Zwischenkörper.

kleinere exzentrisch (Fig. 8, Taf. 10). Die Spindel geht dann aus der Metaphase in die Anaphase über; gleichzeitig wird sie länger und schlanker und dreht sich mit dem kleineren Zentrosom ein wenig gegen den vegetativen Pol (Textfig. A). Im ganzen streckt sich das Ei währenddessen in die Länge in Richtung der Spindel; dabei plattet es sich gewöhnlich am animalen Pol ab, am vegetativen bleibt es schwach gerundet (Fig. 8, Taf. 10). Doch ist dies individuell verschieden. Die Durchschnürung des Zelleibes geschieht, wie schon GATHY angibt, unter Ausbildung einer Zellplatte. Eine solche scheint auch bei allen folgenden Teilungen aufzutreten. Am lebenden Ei kann man während dieser inneren Vorgänge starke

amöboide Bewegungen beobachten; das Innere scheint ständig in lebhafter Bewegung zu sein.

Schnitte durch das 2-Zellenstadium zeigen alle mehr oder weniger deutlich, daß eine Höhlung zwischen den beiden Blastomeren vorhanden ist. Man kann dies am lebenden Ei auch sehr leicht feststellen, denn in der Richtung der 1. Furchungsebene erscheint das Ei fast durchsichtig. Regelmäßig findet sich zwischen den beiden Blastomeren ein stark färbbarer Restkörper (Textfig. B u. Fig. 9, Taf. 10) als Rudiment der Zellplatte. Er ist anfangs mit den beiden jungen Kernen durch die Spindelreste verbunden, die sich allmählich in gewöhnliches Plasma umwandeln. Eine Zeitlang färbt dieses sich noch etwas dunkler als die angrenzenden Teile des übrigen Zentroplasmas. Nach und nach hört aber auch diese stärkere Färbbarkeit auf. Der Restkörper erleidet dasselbe Schicksal und allmählich verschwindet er vollkommen. Ein solcher Zwischenkörper in Verbindung mit den dunkler färbbaren Plasmastreifen scheint bei *Tubifex* auch in allen folgenden Zellteilungen aufzutreten. Sie erleichtern in späteren Stadien die Analyse eines Embryos wesentlich, indem sie einen sicheren Aufschluß geben über die Zusammengehörigkeit von Schwesterzellen, die vor nicht allzu langer Zeit aus einer Teilung hervorgegangen sind.

Die Polplasmen verhalten sich während dieser 1. Furchungsteilung ähnlich wie die von *Clepsine* und *Herpobdella*. Sie sinken allmählich in das Eiinnere gegen das große Zentrosom der 1. Furchungsspindel ein, bleiben aber doch meistens noch in beträchtlicher Ausdehnung mit der Oberfläche in Verbindung. Mir will scheinen, als ob sie unterdessen an Volumen immer noch zunehmen, wenigstens bis die 1. Furchungsteilung beendet ist und 2 Zellen entstanden sind. Denn wie die Schnitte (Fig. 8 und 9, Taf. 10) und ebenso die Rekonstruktionen (Textfig. A u. B) zeigen, ist ihre Ausdehnung in dieser Zeit beträchtlich größer als vorher, und ihre Dichte hat nicht im geringsten abgenommen. Die Form der Polplasmen ist jetzt meist sehr unregelmäßig und wechselt ständig. Beide gelangen bei der 1. Teilung in die große Zelle *CD*. Nur in seltenen Fällen erhält *AB* ein wenig vom vegetativen (Fig. 11, Taf. 11) oder vom animalen (Textfig. C). Dies verschwindet aber dann sehr bald. Über seinen Verbleib läßt sich nichts Bestimmtes sagen, doch finden sich in späteren Stadien im *A*- und *B*-Quadranten ab und zu verhältnismäßig große Zentroplasmen; es ist möglich, daß in solchen

Fällen etwas Polplasma in die Zelle *AB* gelangt ist, das sich dann mit dem Protoplasma vereinigt hat.

Die Kerne, die im Augenblick der Zelldurchschnürung etwa im Mittelpunkt ihres Zentroplasmas liegen, wandern allmählich gegen die Teilungsebene; dort lagern sie sich der Zellwand dicht an (Fig. 9—10, Taf. 10; Fig. 11, Taf. 11) und beginnen bald wieder, sich zu einer neuen Teilung vorzubereiten.

3. Zweite Furchungsteilung.

Die 2. Furchungsteilung zeigt von vornherein einen Unterschied in der Teilungsgeschwindigkeit der beiden Blastomeren. Zuerst bildet sich in *CD* eine Spindel aus. Sie liegt dicht an und parallel zu der 1. Teilungsebene und etwa in der Äquatorialebene (Fig. 10, Taf. 10). Die beiden Spindelpole haben anfangs dieselbe Größe und sind von der Eioberfläche etwa gleichweit entfernt. Allmählich

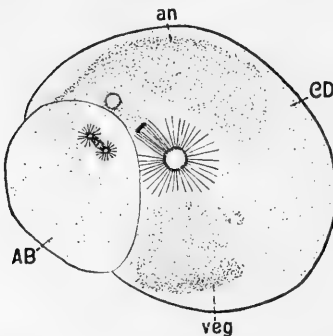


Fig. C.

2-Zellenstadium mit Spindeln. Die Eiachse ist schräg gesehen, so daß der vegetative Pol dem Beschauer näher liegt als der animale. *an* animales, *veg* vegetatives Polplasma.

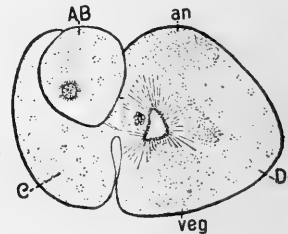


Fig. D.

Annähernd fertiges 3-Zellenstadium von *AB* aus gesehen.

an animales, *veg* vegetatives Polplasma.

ändert sich dies aber. Während der eine Spindelpol, der nachher in die Zelle *D* gelangen soll, rascher wächst, dreht sich der andere, der von jetzt ab kleiner bleibt, etwas zum animalen Pol hin, so daß die Spindel als Ganzes gegen die Eiachse geneigt ist. Gleichzeitig wandert sie mit der kleineren Strahlung voraus gegen die Oberfläche der Zelle, so daß sie am Ende der Metaphase eine Lage einnimmt, wie es Textfig. C zeigt. In dieser Rekonstruktion soll die Punktierung der einen Spindelhälfte andeuten, daß der

kleinere Spindelpol tiefer liegt, als der größere; die Spindel war in der Schnittserie nicht genau längs, sondern schräg getroffen. *AB* beginnt etwas später mit der Vorbereitung zur Teilung (Fig. 10, Taf. 10, Fig. 11, Taf. 11). Die Spindel liegt auch in *AB* dicht an der 1. Teilungsebene, mit beiden Polen aber ungefähr gleichweit von der Eioberfläche entfernt und gegen die Spindel der Zelle *CD* etwas gedreht (Textfig. C). Denn in ein und derselben Schnittserie wurden die Spindeln dieses Stadiums nie beide längs getroffen. Ihre Größe ist recht verschieden. Sie verharren offenbar längere Zeit in der Metaphase. Denn einerseits treffen wir sie gleichzeitig in dieser Phase an, obschon sie zu ganz verschiedenen Zeitpunkten in Prophase gewesen sind, andererseits schnürt sich *CD* schon durch, während die Spindel in *AB* noch in Metaphase ist (Textfig. D). Die Durchschnürung beider Zellen geschieht unter Ausbildung von Zellplatten (Fig. 12, Taf. 11) und ebenso treten auch hier wiederum die bei der 1. Furchungsteilung eingehend besprochenen Zwischenkörper und Plasmastreifen auf (Textfig. G). Durch 2 Ebenen, die annähernd senkrecht zur 1. Teilungsebene stehen, aber nicht miteinander zusammenfallen, wird *CD* in eine große Zelle *D* und eine kleinere *C* zerlegt, *AB* in die ebenfalls verschieden großen Zellen *A* und *B*. Dabei tritt vorübergehend ein 3-Zellenstadium auf (Textfig. D).

Das Endergebnis der 2. Furchungsteilung ist ein 4-Zellenstadium von individuell sehr verschiedenem Aussehen (Textfig. E—G). Im allgemeinen läßt sich aber sagen, daß wir in diesem Stadium eine Lage der 4 Blastomeren antreffen, wie sie der Spiralfurchung zukommt. *A* und *C* liegen etwas höher als *B* und *D*, sie stoßen am animalen Pol in einer kurzen, *B* und *D* am vegetativen Pol in einer ziemlich langen Brechungsfurche zusammen (Textfig. F a u. b). Beide Brechungsfurchen kreuzen sich annähernd unter einem rechten Winkel. *B* und *D* werden durch die spätere Medianebene bilateral symmetrisch geteilt. *B* liegt ventral, *D* dorsal, *A* gehört der linken Seite an, *C* der rechten. Der animale Pol liegt auf der Zelle *D* in dem Winkel zwischen *A* und *C*, der vegetative auf der entgegengesetzten Seite des Eies ebenfalls auf der Zelle *D*. Das Größenverhältnis der 4 Zellen ist recht verschieden. Doch ist *D* immer bei weitem die größte Zelle. Ihr Volumen übertrifft das von *A*, *B* und *C* zusammen um ein Zwei- bis Dreifaches. *C* ist fast regelmäßig größer als *A* und *B*. Diese verhalten sich untereinander verschieden. Vorübergehend tritt zwischen den 4 Zellen eine Furchungshöhle auf.

Die Polplasmen sinken während dessen schon recht tief in das Eiinnere ein, ohne jedoch ihren Zusammenhang mit der Oberfläche aufzugeben. Sie bewegen sich beide allmählich gegen die große

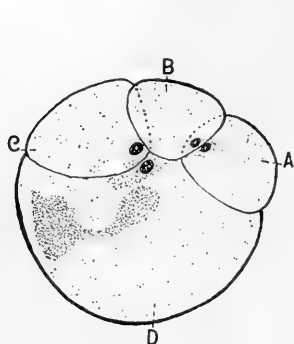


Fig. E.

Ruhendes 4-Zellenstadium vom vegetativen Pol gesehen.

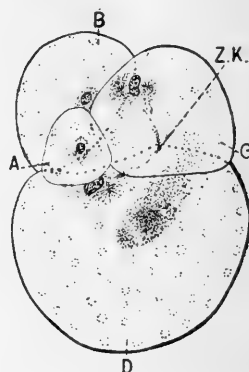


Fig. G.

4-Zellenstadium mit sehr kleiner Zelle A und sehr großer Zelle D. Blick auf A und den animalen Pol. Z. K. Zwischenkörper.

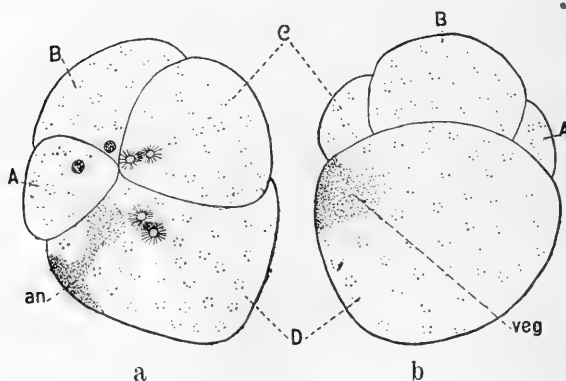


Fig. F.

4-Zellenstadium. a vom animalen, b vom vegetativen Pol gesehen. an animales, veg vegetatives Polplasma.

Spindelstrahlung in CD. Bei der Durchschnürung dieser Zelle gelangen sie ganz in D hinein. Nur in Ausnahmefällen erhält C einen ganz geringen Teil davon und zwar entweder vom animalen

(Textfig. H) oder vom vegetativen (Fig. 12, Taf. 11). Für diese abnormerweise in *C* gelangenden Polplasmateile gilt genau dasselbe, was im vorigen Abschnitt in dieser Hinsicht über *AB* ausgeführt worden ist.

Individuelle Verschiedenheiten: Wenn die Größe der Zelle *D* fast eine riesenhafte ist im Vergleich zu den anderen, so sind die 4 Zellen so zueinander angeordnet, wie es WILSON für *Lumbricus* häufig gefunden hat. Seine fig. 4, tab. 16. (1889) und die Textfig. G stimmen fast vollkommen überein. Wir sehen hier eine große Zelle und, gleichsam daraufgesetzt, 3 kleinere, die in Dreiecksform zueinander angeordnet sind. — Die Brechungsfurche am vegetativen Pole zwischen *B* und *D*, die gewöhnlich ziemlich lang ist (Textfig. E u. F), kommt in vielen Fällen gar nicht zustande und zwar immer dann, wenn *B* bedeutend kleiner ist als *A* und *C* (Textfig. J b, Q, T b und andere). — Dadurch, daß *CD* sich etwas früher teilt als *AB*, sind ihre Tochterzellen auch in der Weiterentwicklung denen von *AB* voraus, so daß *D* und *C* sich schon wieder zu einer neuen Teilung vorbereiten, wenn *A* und *B* sich eben voneinander getrennt haben. In seltenen Fällen dagegen, wenn der Unterschied in der Teilungsgeschwindigkeit geringer ist, tritt ein 4zelliges Ruhestadium auf (Textfig. E).

4. Dritte Furchungsteilung. Bildung des ersten Mikromerenquartetts.

Die Phasendifferenz, die sich für gewöhnlich schon beim Übergang vom 2- zum 4-Zellenstadium bemerkbar macht, vergrößert sich in der Folge derart, daß die 3. Furchungsteilung sich in 2 getrennte Abschnitte zerlegen läßt; im 1. werden *1d* und *1c* abgeschnürt, im 2. *1a* und *1b*; dabei gehen auch in jedem dieser beiden Abschnitte die Vorgänge nicht ganz gleichzeitig vor sich, und nicht immer gleichmäßig; letzteres trifft wenigstens für *A* und *B* zu, denn es kann sowohl die eine wie die andere dieser beiden Zellen voraus-eilen.

Der Kern in *D* bleibt nach der Durchschnürung von *CD* zunächst inmitten seines Zentroplasmas in der Nähe der Teilungsebene liegen und zwar im Innern des Eies. Dort wandelt er sich zu einer gleichpoligen Spindel um, die allmählich gegen den animalen Pol hin verlagert wird, wo sie sich in der Anaphase dextiotrop einstellt (Textfig. H und Fig. 13, Taf. 11). Die Zelle *C* verhält sich ähnlich, sie bleibt allerdings gegenüber *D* in der Teilungsgeschwindigkeit

ein wenig zurück. Ob auch hier die Spindel endgültig eine dextro-trope Lage einnimmt, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Die Durchschnürung der beiden Zellen, die auch wieder unter Ausbildung von Restkörpern und dunkel färbbaren Plasmastreifen vor sich geht (Fig. 14, Taf. 11), führt zur Bildung eines 6-Zellenstadiums, das für die Entwicklung von *Tubifex* sehr bezeichnend ist (Textfig. J

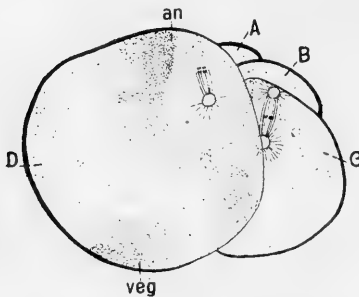


Fig. H.
4-Zellenstadium mit Spindeln in
D und C von rechts gesehen.

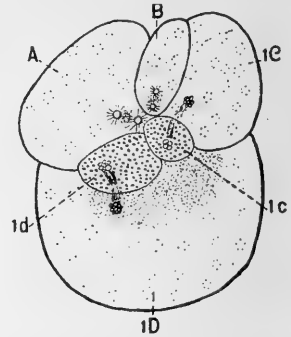


Fig. K.
6-Zellenstadium vom animalen
Pol gesehen.

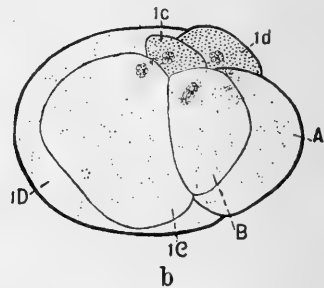
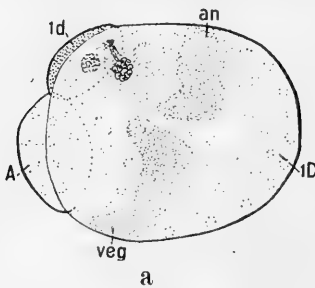


Fig. J.

6-Zellenstadium. a Dorsalansicht, b Ventralansicht.
an animales, veg vegetatives Polplasma.

u. K). Die beiden abgeschnürten Mikromeren *1c* und *1d* sind von vornherein so gelagert, wie es nach dem Spiraltypus erwartet werden muß: *1d* ist gegen *A* hin verschoben, *1c* gegen *1D*, so daß sie über den Furchen zwischen *A* und *1D* bzw. *1D* und *1C* liegen, während ihre Begrenzungsebene annähernd genau mitten über *1D* liegt. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, als in anderen Fällen, in denen die Furchung nach demselben Typus verläuft, die spiralgigen Lageverhältnisse erst mit dem fertigen 8-Zellenstadium in die Erscheinung

treten, wenn vorübergehend ein 6-Zellenstadium gebildet wird (*Clepsine*, *Herpobdella*). Die Mikromeren enthalten im wesentlichen nur Plasma und zwar dasjenige, das von der entsprechenden Polstrahlung herrührt; doch meistens geraten auch Dotterkugeln mit hinein. Dies gilt ganz allgemein für alle, auch später entstehenden Mikromeren (Fig. 15—19, Taf. 11).

Die Polplasma sind inzwischen tiefer in *D* eingedrungen und zwar das vegetative schneller als das animale; sie stoßen im Innern der Zelle aneinander und umgeben in ganz unregelmäßiger Form die Spindel. Diese liegt selbst aber noch frei im Dotter (Fig. 13, Taf. 11) und macht in dieser Lage auch ihre Teilung durch. Erst wenn das Mikromer *1d* abgeschnürt ist, tritt das in *1D* zurückbleibende Zentroplasma mit den Polplasmamassen in Verbindung (Fig. 14, Taf. 11). Diese Plasmamassen verteilen sich nicht zwischen den Dotterkugeln, sondern sie bilden vorerst einen unregelmäßig geformten Bezirk in der Zelle *1D*, der vom Dotter deutlich gesondert ist.

Wenn die beiden Mikromeren *1d* und *1c* abgeschnürt werden, schreiten auch *A* und *B* zu Teilungsvorbereitungen und zwar immer zuerst die größere Zelle. Die Kerne, die ursprünglich an der Teilungsebene liegen, im übrigen aber im Innern des Eies, wandern während ihrer Umwandlung in Spindeln zum animalen Pol hinauf und stellen sich dort in der Anaphase regelmäßig dextrotrop ein (Textfig. Jb u. K). Die Abschnürung der Mikromeren *1a* und *1b* geht genau so vor sich wie die von *1c* und *1d*.

Am Ende dieser Teilungen haben wir dann das 8-Zellenstadium, das aus 4 großen Zellen am vegetativen Pol und 4 kleinen am animalen besteht. Sie sind genau so angeordnet, wie es nach der spiraligen Spindelstellung zu erwarten ist. Textfig. L zeigt ihre Lage sehr gut. Außerdem kommen hier die Phasendifferenzen sehr schön zum Ausdruck. *B* hat sich soeben in *1B* und *1b* geteilt. Beide Zellen sind noch durch die Spindelreste verbunden. Die Kerne bestehen aus einzelnen Karyomeren. In *1A* und entsprechend in *1a* sind die Kerne in Ruhe, ebenfalls in *1d* und *1c*. Dagegen zeigen *1D* und *1C* schon wieder junge Strahlungen für die nächste Teilung. Doch bestehen hinsichtlich dieser Phasendifferenzen bedeutende Unterschiede. Textfig. M zeigt z. B. einen Embryo im 8-Zellenstadium, das zwar noch nicht ganz fertig, aber sehr geeignet ist, die individuellen Unterschiede gegenüber dem in Fig. L darzutun. Hier hinkt die Zelle *A* sehr stark nach. Sie hat sich noch nicht

geteilt, doch sind die Tochterplatten schon an die zugehörigen Spindelpole gerückt. *1B* und *1b* sind gerade aus einer Teilung hervorgegangen. *1C* und *1c* besitzen ruhende Kerne; in *1d* bereitet sich eine Teilung schon ganz schwach vor, letzteres ist ganz besonders bemerkenswert und zwar deshalb, weil *1d* auch recht groß ist. In *1D* ist schon eine fertig ausgebildete Spindel vorhanden. Trotz all dieser Verschiedenheiten, die sich im einzelnen bei der Bildung des 1. Mikromerenkranzes ergeben, ist das fertige 8-Zellenstadium in jedem Falle typisch für einen inäqualen spiraligen Furchungsmodus. Die Mikromeren *1a—1d* sind im Verhältnis zu den Makromeren *1A—1D* recht klein und variieren an Größe untereinander wiederum beträchtlich. Wie stark die individuellen Verschiedenheiten in der Gesamtform des 8-Zellenstadiums gehen können,

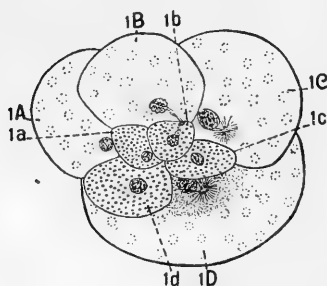


Fig. L.

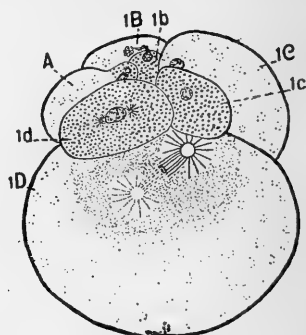


Fig. M.

8-Zellenstadium vom animalen Pol gesehen. 7-Zellenstadium, animal-dorsale Ansicht.

zeigen die Textfigg. L—O und Fig. 15, Taf. 11 sehr deutlich; dabei muß noch besonders hervorgehoben werden, daß die Fig. 15, Taf. 11 und die Textfig. O von 2 Embryonen herrühren, die sich in ein und demselben Kokon befanden, eine Tatsache, die von großer Wichtigkeit ist, denn wenn das nicht der Fall wäre, könnte man ja etwa den Einwand erheben, daß die von mir festgestellten und immer wieder betonten individuellen Verschiedenheiten in der Entwicklung von *Tubifex* nur darauf beruhen, daß *Tubifex rivulorum* keine reine Art darstelle.

Der junge Embryo wird in diesem 8-Zellenstadium, *1A—1D* und *1a—1d*, ähnlich wie im 4-Zellenstadium, durch die spätere Medianebene annähernd bilateral symmetrisch geteilt. Die Medianebene verläuft etwa mitten durch die Makromeren *1B* und *1D* und

durch die Begrenzungsebene zwischen den Mikromeren *1a* und *1d* bzw. *1b* und *1c*. Natürlich darf man den Ausdruck „symmetrisch“ in beiden Fällen nicht sehr streng nehmen.

5. Vierte Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten.
Bildung des ersten Somatoblasten *2d*. Stadium *2D*, *2d*:
2C, *2c*; *1A*; *1B*; *1a*—*1d*.

Die weiteren Furchungsvorgänge sind am lebenden Ei nur sehr schwer zu verfolgen; an Totalpräparaten kann man nur feststellen, daß die Zahl der Zellen sich vermehrt hat. Immerhin lassen schon lebende Embryonen, sobald die Teilung von *1D* vollzogen ist, einen kleineren, hellen, plasmatischen Bezirk am animalen Pol von der übrigen dunkleren dotterhaltigen Masse unterscheiden. Allgemein läßt sich für das Folgende sagen: *1D* eilt *1C* gegenüber in der Teilungsgeschwindigkeit nur wenig voraus, beide teilen sich bedeutend schneller als *1A* und *1B*, während letztere im Vergleich zueinander sich verschieden verhalten. Diese Unterschiede vergrößern sich in den späteren Stadien immer mehr. Die Makromeren teilen sich durchwegs früher als die zur gleichen Generation gehörigen Mikromeren. Die Vermehrung der letzteren durch Abschnürung weiterer Kränze und Teilung des ersten läßt sich zwar feststellen, aber nicht ganz genau verfolgen, so daß im folgenden in den Figuren die Benennung der Mikromeren in einzelnen Fällen nur annähernd richtig sein kann. Diese durch das Objekt bedingte Unvollkommenheit der vorliegenden Untersuchung nimmt natürlich mit der weiteren Entwicklung noch zu. Von Belang ist sie aber weiter nicht, da alle Mikromeren echte Ektodermzellen sind.

Während die Bildung des 1. Mikromerenkranzes noch nicht ganz beendet ist, schreiten *1D* und *1C* schon wieder von neuem zu Teilungsvorbereitungen (Textfig. L—M). Dabei bleibt *1C* im allgemeinen nur wenig hinter *1D* zurück (Textfig. N—Q). Die Spindel in *1C* ist in Metaphase, wenn die der Zelle *1D* in Anaphase sich befindet. Die letztere ist gleichpolig und nimmt eine deutlich läotrope Lage ein in der Nähe des animalen Poles. Sie ist eingehüllt von einer mächtigen Plasmakugel, die von den Polplasmen herrührt, (Fig. 15, Taf. 11). Diese Masse wird bei der Durchschnürung von *1D* ziemlich gleichmäßig auf *2d* und *2D* verteilt. In *2d* gelangen nur verschwindend wenig Dotterkugeln, während fast die gesamte Dottermenge in *2D* bleibt (Fig. 16, Taf. 11). Das Makromer *2D* ist

etwa 3—4 mal so groß wie das Mikromer *2d* und liegt näher am vegetativen Pol. Die Zelle *2d* soll nicht als eigentliches Mikromer, sondern nur als 1. Somatoblast bezeichnet werden, weil sie im folgenden eine besondere Rolle spielt. Die in *2D* verbleibende Plasmamasse, die etwa $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ der ganzen Zelle einnimmt, verteilt sich

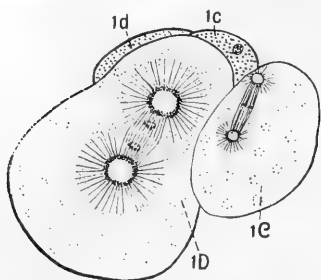


Fig. N.

8-Zellenstadium mit Spindeln in *1D* und *1C* von rechts gesehen.

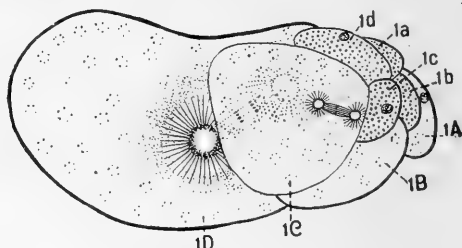
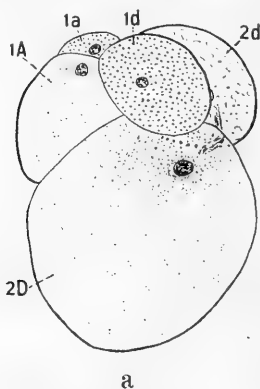
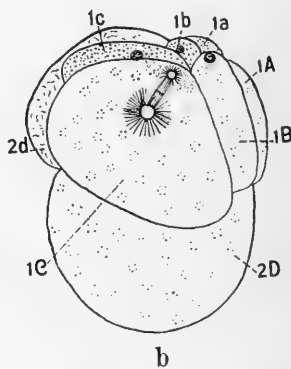


Fig. O.

8-Zellenstadium mit Spindeln in *1D* und *1C*, animal-rechte Ansicht.



a



b

Fig. P.

9-Zellenstadium. a links-dorsal, b rechts-ventral gesehen.

nicht gleichmäßig zwischen den Dotterkugeln, sondern bleibt im animalen Teil der Zelle liegen, um bei einer späteren Teilung als kompakte Masse vom Dotter abgetrennt zu werden. Die läotrope Spindelstellung in *1D* bewirkt, daß *2d* am animalen Pol gegen den Winkel zwischen *1d* und *1c* abgeschnürt wird; dabei drückt *2d* infolge seiner Größe meist so stark gegen die Mikromeren, daß *1d* und *1c* auseinander gedrängt werden und die Mikromeren sich zu einem Bande anordnen, das zwischen den Makromeren *1A*—*1C*

und *2D* einerseits und dem 1. Somatoblasten *2d* andererseits um den animalen Pol einen Bogen beschreibt. Der Pol selbst liegt jetzt am Vorderrand des 1. Somatoblasten (Textfig. P). Auch in den späteren Stadien bleibt diese bandförmige Anordnung der Mikromeren erhalten. Diese Tatsache stimmt sehr weitgehend überein mit den entsprechenden Verhältnissen bei *Rhynchelmis*.

Die Spindel der Zelle *1C* liegt ebenso wie die von *1D* in der Nähe des animalen Poles und deutlich läotrop. Die dem animalen Pole zugewandte Spindelstrahlung ist gewöhnlich etwas kleiner als

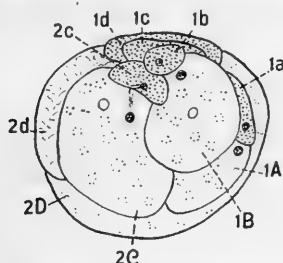


Fig. Q. 10zelliges Ruhestadium.
Animal-ventrale Ansicht.

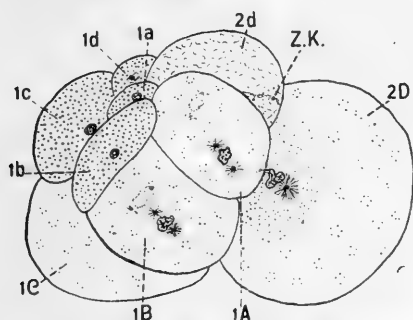


Fig. R. Abnormales 9-Zellenstadium,
von links gesehen. Z. K. Zwischenkörper.

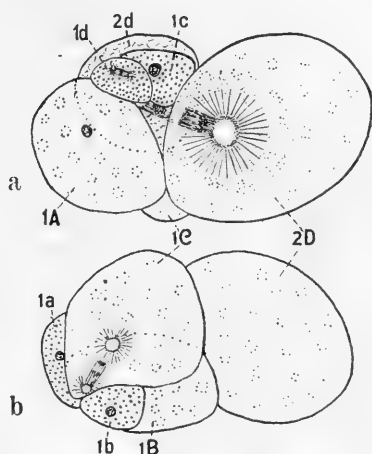


Fig. S.

Ein anderes abnormales 9-Zellen-
stadium. a von links, b von rechts
gesehen.

die tiefer liegende. Die Durchschnürung von *1C* in das Makromer *2C* und das Mikromer *2c* erfolgt meistens bald nach dem Entstehen des 1. Somatoblasten, so daß ein 10zelliges Ruhestadium zustande kommt (Textfig. Q). Dieses ist im Gegensatz zum 4zelligen Ruhestadium häufiger anzutreffen. Eine kleine Furchungshöhle, die vorübergehend auch beim 4-Zellenstadium schon aufgetreten ist, bleibt von jetzt ab erhalten. Sie erreicht bald eine beträchtliche Größe und liegt zwischen den Zellen *1A*, *1B*, *2C*, *2D*, *2d*.

Ein Vergleich der Textfig. M—S miteinander, die sich alle auf die in diesem Abschnitt behandelte Furchung beziehen, läßt auch hier wiederum große individuelle Verschiedenheiten erkennen. Einen unmittelbaren Anschluß an das Stadium aus Textfig. M, das, wie schon ausgeführt, erheblich vom normalen 8-Zellenstadium abweicht, stellt der Embryo aus Textfig. R dar. *1D* hat sich geteilt in eine kleinere Plasmazelle *2d*, die am animalen Pol liegt, und eine große Zelle *2D*. Diese besteht ihrerseits aus einer animalwärts gelegenen Plasmakugel, die gegen den vegetativen Pol von einer dicken Dotterhaube umgeben ist. Das Mikromer *1d* besitzt eine fertige Spindel, die anderen ruhende Kerne. Die 5 großen Zellen des Embryos, nämlich die Makromeren *1A—1C* und *2D* und der 1. Somatoblast *2d* befinden sich in etwa gleichweit fortgeschrittener Teilungsvorbereitung, *1A—1C* für die 4. Furchungsteilung, *2D* und *2d* für die 5. Hier ist also auch der *C*-Quadrant schon um eine ganze Phase hinter dem *D*-Quadranten zurück geblieben. Ganz abnorm ist der Embryo, der in Textfig. S abgebildet ist: *2D* und *2d* sind hier noch nicht vollkommen voneinander getrennt und *2d* ist schon so stark gegen den animalen Pol vorgerückt, daß dadurch die Mikromeren *1a*, *1b* einerseits und *1d*, *1c* andererseits gänzlich auseinander gedrängt sind.

6. Fünfte Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten. Vollendung des zweiten Mikromerenquartetts. Stadium:

3D, *3d*, *2d*¹, *2d*², *1d*¹, *1d*², *3C*, *3c*, *2c*, *1c*¹, *1c*², *2A*, *2a*, *1a*, *2B*, *2b*, *1b*.

Bald nach dem Zustandekommen des 10zelligen Ruhestadiums setzen wieder sehr lebhafte Teilungsvorbereitungen ein und zwar gewöhnlich der Reihe nach in *1A*, *1B*, *2d*, *2D*, etwas später in *2C*, *1d* und *1c*, so daß in den 4 zuerst genannten Zellen schon wohl ausgebildete Spindeln vorhanden sind, wenn sich in den letzteren die Strahlungen erst anlegen. Über die Spindeln in *1A* und *1B* konnte nur festgestellt werden, daß sie in der Nähe des animalen Poles liegen und zur Abschnürung von plasmahaltigen, kleinen Zellen *2a* und *2b* führen, die das Mikromerenband bei *1d*, *1a* bzw. *1b*, *1a* verbreitern (Textfig. U). Entweder teilen sich *1A* und *1B* gleichzeitig, oder die eine Zelle eilt der anderen voraus (Textfig. T u. Y). Die Spindeln in *2d* und *2D* liegen anfangs annähernd senkrecht zur Medianebene (Fig. 16, Taf. 11), die eine etwas nach rechts, die andere nach links aus dieser Ebene heraus verschoben. Nach und nach

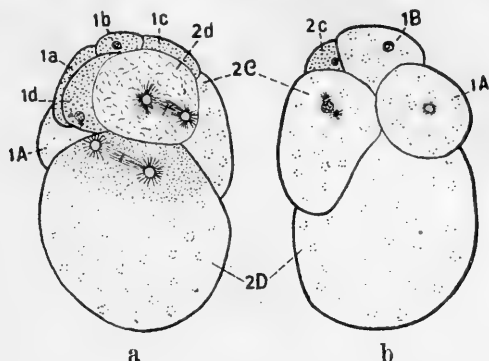
stellen sie sich aber ausgesprochen dextiotrop ein (Textfig. T und U), so daß ihrer endgültigen Lage entsprechend von $2D$ ein Mikromer $3d$ gegen $1d$, $2a$ und von $2d$ ebenfalls eine kleine Zelle $2d^2$, die zu den Mikromeren zu rechnen ist, gegen $2C$, $2c$ abgeschnürt wird. Dabei eilt $2d$ ein wenig vor $2D$ voraus. In Textfig. X sind z. B. die Plasmastreifen zwischen $3D$ und $3d$ noch vorhanden, während sie

Fig. T.

10-Zellenstadium.

a animale,

b vegetative Ansicht.



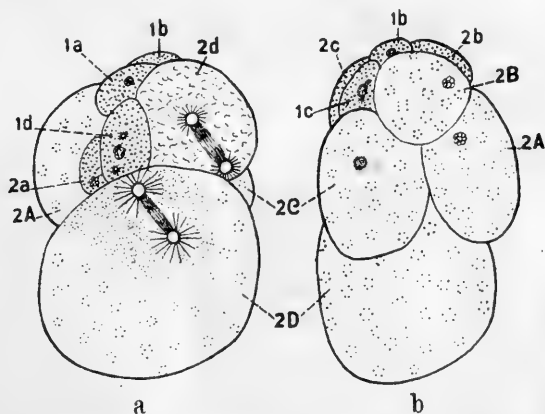
in $2d^1$ und $2d^2$ schon resorbiert sind. Die beiden kleinen Zellen $3d$ und $2d^2$ verlängern das Mikromerenband links bzw. rechts; die große Zelle $2d^1$ behält die Lage von $2d$ bei, ebenfalls das Makromer $3D$ die von $2D$.

Fig. U.

12-Zellenstadium.

a animale,

b vegetative Ansicht.



In manchen Fällen bekommt man den Eindruck, daß die Verschiebungen, die in größerer Stärke mit der Bildung des ersten Somatoblasten $2d$ beginnen, bei einzelnen Embryonen allmählich recht bedeutend werden. In Textfig. V ist z. B. ein Embryo im

13-Zellenstadium wiedergegeben, bei dem das Mikromerenband nicht wie gewöhnlich zwischen den Makromeren $3D$, $2A$ — $2C$ einerseits und der Zelle $2d^1$ andererseits liegt, sondern $2C$ hat sich zu $2d^1$ gesellt. Infogedessen liegt hier auch die Zelle $2d^2$ nicht so, wie es gewöhnlich der Fall ist. Sie verlängert nicht das Mikromerenband, sondern verbreitert es in der Nähe des animalen Poles. Ähnliche Verlagerungen finden sich recht häufig.

In $2C$ stellt sich die Spindel ebenfalls so ein, daß eine kleine Zelle $3c$ abgeschnürt wird, die zur Verbreiterung des Mikromerenbandes beiträgt. Ob die Spindel dabei dem Spiralfurchungstyp entsprechend zu liegen kommt, konnte ebensowenig festgestellt werden wie in $1A$ und $1B$ (Textfig. X). Die Mikromeren haben sich außer-

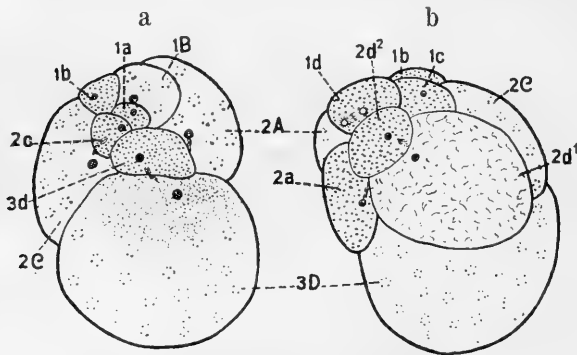


Fig. V. Abnormales 13-Zellenstadium.
a vegetative, b animale Ansicht.

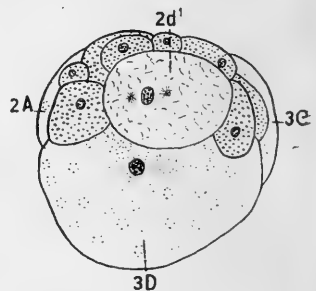


Fig. W.
17-Zellenstadium.
Dorsal-animale Ansicht.

dem noch durch die Teilung von $1d$ und $1c$ in $1d^1$, $1d^2$ und $1c^1$, $1c^2$ vermehrt, wie aus den entsprechenden Spindelresten ersichtlich ist, so daß jetzt 12 Mikromeren vorhanden sind, und zwar $1a$, $2a$, $1b$, $2b$, $1c^1$, $1c^2$, $2c$, $3c$, $1d^1$, $1d^2$, $2d^2$, $3d$. Dazu kommen die Makromeren $2A$, $2B$, $3C$, $3D$ und die Zelle $2d^1$. Schon aus dieser Aufzählung ergibt sich, daß der C -Quadrant hinter dem D -Quadranten im allgemeinen nicht viel zurückbleibt. Allerdings gibt es hiervon auch Ausnahmen (Textfig. V). Textfig. X zeigt die Lageverhältnisse in einem solchen 17zelligen Embryo sehr schön. Durch die spätere Medianebene wird er annähernd bilateral-symmetrisch geteilt. Sie geht mitten durch $3D$ und $2d^1$; diese beiden Zellen liegen dorsal. Am Vorderende von $2d^1$ befindet sich der animale Pol. Um ihn herum legt sich das Mikromerenband, das somit die Zelle $2d^1$ vorn und seitlich von den Makromeren trennt.

7. Sechste Furchungsteilung im *D*- und *C*-Quadranten. Bildung der Mesodermmutterzelle. Vervollständigung des dritten Mikromerenquartetts.

Das 17zellige Stadium stellt keinen Ruhezustand dar. Noch ehe es vollständig ausgebildet ist, bereiten sich im *D*-Quadranten wieder neue Teilungen vor. Zuerst in $2d^1$, dann in $3D$ (Textfig. X u. W). In rascher Folge schließen sich die Zellen $3C$, $2A$ und $2B$ an (Textfig. Y u. Z) wobei $3C$ den beiden anderen vorausleitet oder umgekehrt. Die Spindel in $2d^1$ steht zunächst senkrecht zur Medianebene, nimmt aber allmählich eine läotrope Lage ein, und zwar im linken Teil der Zelle (Textfig. Z). Es kommt daher zur Abschnürung einer kleinen Zelle $2d^{12}$, die auf der linken Seite zum Mikromerenband hinzutritt (Textfig. A¹). Die übrigbleibende große Zelle $2d^{11}$ verharrt am animalen Pol. Die Spindel in $3D$ liegt zuerst gleichfalls annähernd senkrecht zur Medianebene und zwar inmitten des Plasmabezirks dieser Zelle. Allmählich stellt sie sich auch läotrop ein, ohne aber gegen die Oberfläche der Zelle zu wandern. Dadurch kommt der eine Spindelpol mit der Dottermasse in Berührung und die Folge ist, daß bei der Durchschnürung der dotterhaltige Teil der Zelle $3D$ vom plasmatischen vollkommen getrennt wird und 2 verschieden gebaute Zellen $4d$ und $4D$ entstehen (Textfig. A¹). $2A$ und $2B$ schnüren wiederum wie vorher $1A$ und $1B$ eine kleine Zelle ab, nämlich $3a$ und $3b$, die zum Mikromerenband hinzutreten. Dadurch ist dann auch die Bildung des 3. Mikromerenquartetts beendet. $3C$ verhält sich anders als vorher $2C$. Es wird jetzt keine plasmatische Zelle mehr abgegeben, sondern $3C$ zerfällt in 2 Dotterzellen, $4C$ und $4c$ (Textfig. A¹).

Das Ergebnis all dieser Teilungen zeigt Textfig. A¹. Die noch vorhandenen Spindelreste und der sonstige innere Bau, die aus der Schnittserie sehr gut ersichtlich waren, gestatten eine völlig eindeutige Analyse dieses schon recht komplizierten Embryos, dessen Bau im Leben oder am Totalpräparat nicht zu erkennen wäre: 5 Dotterzellen ($3A$, $3B$, $4C$, $4c$ und $4D$) nehmen den größeren vegetativen Teil des Embryos ein. Darüber lagern animalwärts 17 Plasmazellen (2 große, 15 kleine), und zwar dorsal der 2. Somatoblast, die Zelle $4d$, die ein wenig kleiner ist als ihre Schwesterzelle $4D$. Wie sich aus den folgenden Ausführungen ergeben wird, ist $4d$ die Mesodermmutterzelle, aus der die beiden hinteren Myoblasten oder Urmesodermzellen hervorgehen. Der animale Pol selbst

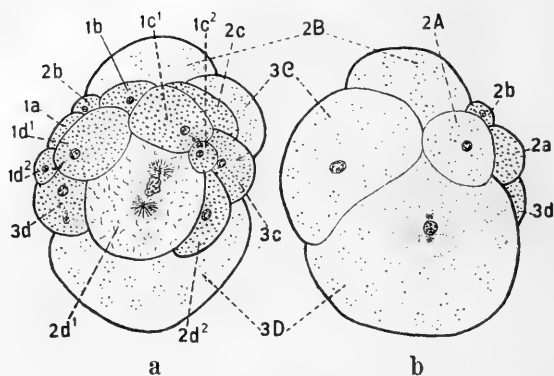


Fig. X.

17-Zellenstadium. a animale, b vegetative Ansicht.

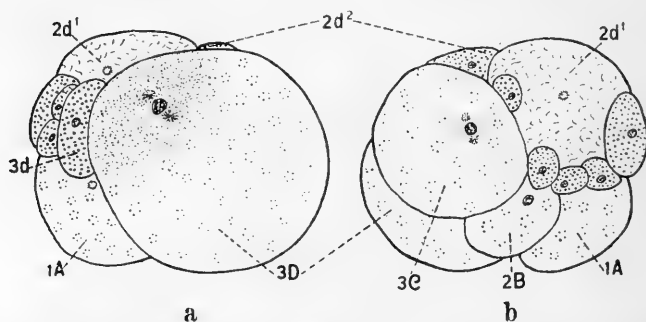


Fig. Y.

14-Zellenstadium. a von links-dorsal, b von rechts-ventral gesehen.

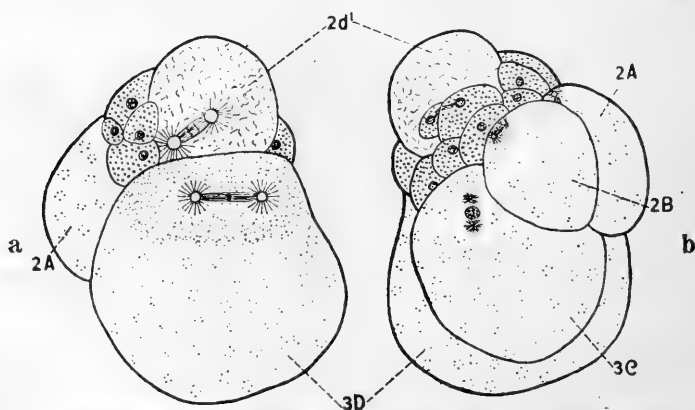


Fig. Z. 17-Zellenstadium mit Spindeln. a dorsal-links, b ventral-rechts gesehen.

wird eingenommen von der Zelle $2d^{11}$. Sie wird von den Dotterzellen, die als entodermale Bestandteile des Embryos aufzufassen sind, getrennt durch ein Band von kleinen plasmatischen Zellen, die später Ektoderm liefern. Das Band besteht aus 15 Mikromeren, besitzt Halbkreisform und setzt sich mit seinen freien Enden rechts und links an $4d$ an, so daß der Ring geschlossen wird, der die Zelle $2d^{11}$ am animalen Pol von den vegetativen Dotterzellen trennt. Die Zahl der kleinen Zellen, nämlich 15, ist dadurch zustande gekommen, daß zu den 12 Mikromeren des vorhergehenden 17zelligen Stadiums hier noch $3a$, $3b$ und $2d^{12}$ hinzugekommen sind. In einigen Fällen hatten sich auch die beiden Zellen $1a$ und $1b$ schon geteilt, so daß sich der 1. Mikromerenkranz verdoppelt hatte.

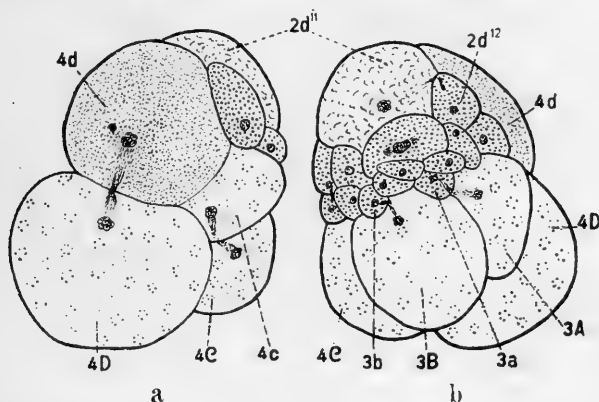


Fig. A¹.

22-Zellenstadium. a dorsal-rechts, b ventral-links gesehen.

Jetzt hört die Abgabe von weiteren plasmatischen Zellen durch die Makromeren auf. Bei den folgenden Teilungen sind die Tochterzellen immer wieder Dotterzellen, also entodermaler Natur, wie das ja schon unsere Textfig. A¹ in den Zellen $4C$ und $4c$ zeigt. Gelegentliche Abweichungen sind allerdings zu verzeichnen. So glaube ich nämlich einmal (Textfig. C¹) eine Zelle $3b$ gefunden zu haben, die zum größten Teil aus Dotter bestand, mithin dem Entoderm zuzurechnen ist. In diesem Embryo, der also aus 22 (oder 24) Zellen besteht, nämlich:

- den Entodermzellen $3A$, $3B$, $4C$, $4c$, $4D$,
- der Mesodermmutterzelle $4d$,
- der Zelle $2d^{11}$ (die dem Ektoderm zuzuzählen ist)

und den Ektodermzellen $1a$ ($1a^1$, $1a^2$), $2a$, $3a$; $1b$ ($1b^1$, $1b^2$), $2b$, $3b$; $1c^1$, $1c^2$, $2c$, $3c$; $1d^1$, $1d^2$, $2d^2$, $2d^{12}$, $3d$, sind die 3 Keimblätter: Entoderm-Mesoderm-Ektoderm schon vollkommen voneinander geschieden. Über ihren inneren Bau geben die Schnitte in Fig. 18a—c, Taf. 11 Aufschluß.

Daß auch in diesem Stadium starke individuelle Verschiedenheiten anzutreffen sind, ist nach den Ausführungen über die früheren Furchungsteilungen nicht verwunderlich. Ich gehe nicht näher darauf ein und verweise in dieser Hinsicht nur auf die Figuren, die die weitere Entwicklung darstellen.

8. Bildung der beiden Urmesodermzellen *Myr* und *Myl*, sowie der vorderen Teloblastenmutterzelle $UT = 2d^{11}$.

Im folgenden soll zur Hauptsache nur auf die Weiterentwicklung der Zellen $2d^{11}$ und $4d$ des soeben besprochenen Stadiums näher eingegangen werden. Es wird sich dabei Gelegenheit bieten, auch über die anderen Zellen einige notwendige Bemerkungen zu machen.

In $2d^{11}$ und $4d$ bilden sich sofort wieder neue Spindeln aus und zwar zuerst in $2d^{11}$. Hier liegt die Spindel in der Anaphase ganz exzentrisch in der Zelle und zwar am animalen Pol, weder läotrop noch dexiotrop, sondern annähernd in Richtung der Medianebene (Textfig. B¹). In Längsschnitten wird daher die Spindel längs getroffen. Die Folge davon ist, daß $2d^{11}$ noch mal eine kleine Zelle abschnürt, $2d^{112}$, die am animalen Pol etwa zu dem Mikromerenbande hinzutritt. Die übrigbleibende große Zelle $2d^{111}$ ist jetzt die vordere Teloblastenmutterzelle *UT*, wie sich im folgenden herausstellen wird. $4d$ verhält sich anders, diese Zelle teilt sich äqual. Hier bildet sich eine Spindel aus, die in Längsschnitten quer getroffen wird (Textfig. B¹), in Horizontal- und Querschnitten dagegen längs (Textfig. C¹ und Fig. 18b, Taf. 11). Sie liegt endgültig so, daß die Teilungsebene etwa mit der Medianebene zusammenfällt und die Zelle bilateral symmetrisch teilt, und zwar wird die Durchschnürung von $4d$ erheblich später durchgeführt, als die von $2d^{11}$. Die beiden annähernd gleichgroßen Tochterzellen liegen dorsal, rechts und links von der Medianebene (Textfig. D¹); sie stellen die beiden Urmesodermzellen dar, die in Anlehnung an BERGH als linker und rechter hinterer Myoblast zu bezeichnen und mit *Myl* und *Myr* zu benennen sind.

Alle Figuren, die sich auf diese Vorgänge beziehen (Textfig. B¹ bis D¹ und Fig. 18a—c, Taf. 11) zeigen Teilungen in den Mikro-

meren, die sich dadurch vermehren und gleichzeitig dorsalwärts zwischen die Urmesodermzellen und die vordere Teloblastenmutterzelle vorschieben. Ferner ist bemerkenswert, daß sich die Dotterzelle *4D* annähernd so schnell teilt, wie ihre Schwesterzelle *4d*,

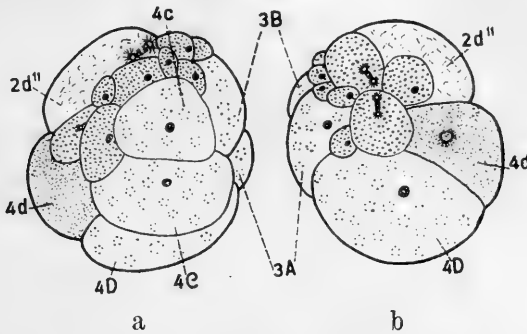


Fig. B¹.

22-Zellenstadium mit Spindeln. a rechte, b linke Ansicht.

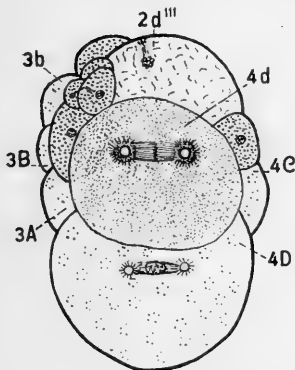


Fig. C¹

24-Zellenstadium. Dorsalansicht.
3b Entodermzelle.

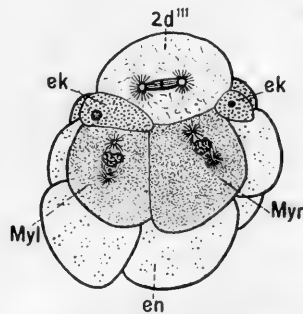


Fig. D¹. Stadium mit den beiden Urmesodermzellen (*Myr*, *Myl*) und der vorderen Teloblastenmutterzelle (*2d'''*) in dorsaler Ansicht.
en Entoderm, *ek* Ektoderm.

trotzdem sie absolut genommen sicherlich bedeutend weniger Plasma enthält, als diese.

Jetzt sind die ersten Anfänge des Keimstreifs ausgebildet. Er besteht im mesodermalen Teil aus den beiden Urmesodermzellen *Myr* und *Myl*, die unmittelbar aus dem 2. Somatoblasten durch eine äquale Teilung in der Medianebene hervorgegangen sind. Den ektodermalen Teil bildet die vordere Teloblastenmutterzelle *UT*, die aus

dem 1. Somatoblasten durch Abgabe von 3 Mikromeren entstanden ist und in der Medianebene am animalen Pol liegt.

9. Sprossung der Mesodermzellreihen. Bildung der Neuroblasten und der primären vorderen Myoblasten.

Die weiteren Teilungen in den beiden Bestandteilen des Keimstreifens, dem ektodermalen und dem mesodermalen, lassen sich nicht mehr miteinander vergleichen. Denn sowohl die Teilungsgeschwindigkeit wie die Teilungsweise sind in beiden Komponenten ganz verschieden. Die beiden Urmesodermzellen beginnen jetzt mit der Sprossung von Mesodermzellreihen. Die ruhenden Kerne in *Myr* und *Myl* liegen anfangs annähernd mitten in ihrer Zelle (Textfig. E¹a).

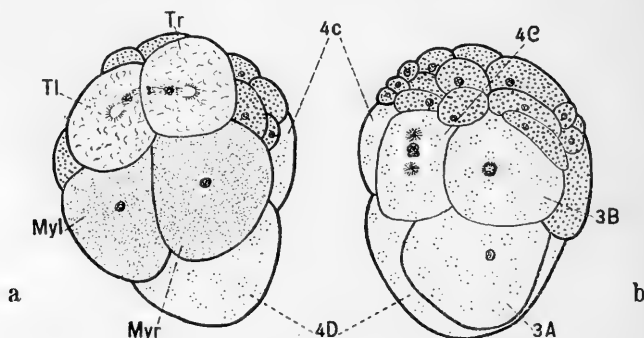


Fig. E¹.

Stadium mit den beiden Urmesodermzellen (*Myr*, *Myl*) und den vorderen Urteelblasten (*Tr*, *TL*). a dorsale, b ventrale Ansicht.

Sie bilden sich dann zu Spindeln um; diese wandern gleichzeitig gegen die Mitte des Embryos, also an denjenigen peripheren Teil der beiden Urmesodermzellen, der an die Furchungshöhle anstößt (Textfig. G¹). Dort wird dann jederseits eine ganz kleine Zelle in die Furchungshöhle abgeschnürt, die ein sehr fein gekörneltes Plasmaretikulum aufweisen. Dotterelemente finden sich nicht darin (*myr* und *myl* in Fig. 19, Taf. 11). Die ruhenden Kerne in ihnen sind verhältnismäßig sehr groß, doch bedeutend kleiner als die in den Urmesodermzellen zurückbleibenden; diese wandern jetzt wieder gegen die Mitte ihrer Zellen, bilden sich von neuem zu Spindeln um und so wiederholen sich die Vorgänge, die für die Abschnürung der ersten Mesodermzellen (*myr* und *myl* in Textfig. F¹) beschrieben

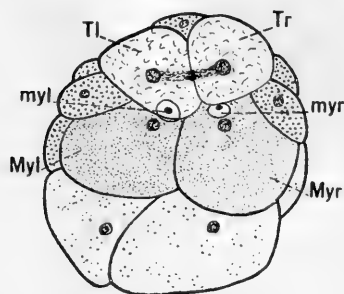


Fig. F¹.

Stadium mit den vorderen Urteloblasten (*Tr*, *Tl*) und einem Mesodermzellenpaar (*myr* u. *myl*) in dorsaler Ansicht.

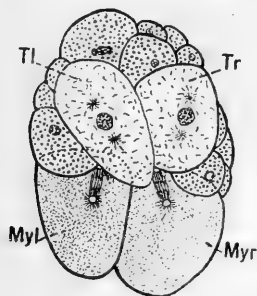


Fig. G¹.

Stadium mit Spindeln in den Urmesodermzellen (*Myr*, *Myl*) zur Abschnürung des ersten Mesodermzellenpaares, vom animalen Pol gesehen.

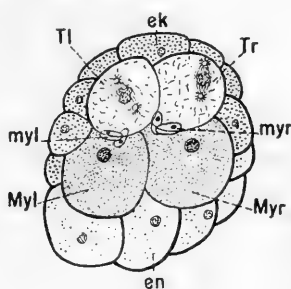


Fig. H¹.

Stadium mit 2 Mesodermzellenpaaren (*myr* und *myl*) und jungen Spindeln in den vorderen Urteloblasten (*Tr*, *Tl*). Dorsalansicht. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm.

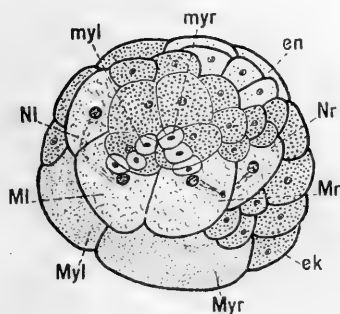


Fig. J¹.

Stadium mit 3 Mesodermzellenpaaren (*myr* u. *myl*), den vorderen primären Myoblasten (*Mr* u. *Ml*) und den Neuroblasten (*Nr* u. *Nl*) vom animalen Pol gesehen. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm.

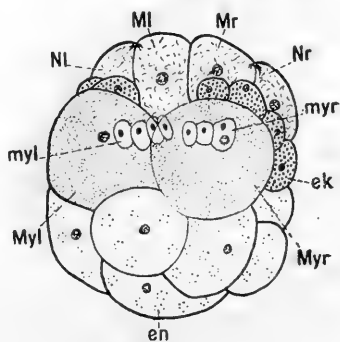


Fig. K¹.

Stadium mit den vorderen primären Myoblasten (*Mr* u. *Ml*), den Neuroblasten (*Nr* u. *Nl*) und dem 4. Mesodermzellenpaar (*myr* u. *myl*) in Bildung. Dorsalansicht. *ek* Ektoderm. *en* Entoderm.

wurden, in regelmäßiger Folge. Auf diese Weise entsteht in der Furchungshöhle rechts und links eine Reihe kleiner Mesodermzellen, die sich zwischen die Entodermzellen und die nachher zu beschreibenden vorderen Teloblasten einschieben (Fig. 19, Taf. 11). Von besonderem Interesse sind in dieser Beziehung die Verhältnisse in Textfig. J¹). Die Mesodermzellen bilden bei diesem Embryo beinahe einen Halbkreis, der dadurch zustande kommt, daß die vorderen Enden der beiden Zellreihen durch die Enge der Furchungshöhle gezwungen werden, sich aneinander zu legen. Die Mesodermzellen ordnen sich hier zusammen mit den Urmesodermzellen so an, wie es WILSON für *Lumbricus* in jungen Stadien beschreibt (vgl. z. B. seine fig. 29, tab. 17, 1889).

Unterdessen geht die Entwicklung im ektodermalen Bestandteil des Keimstreifs ebenfalls weiter. In $2d^{111}$ bildet sich eine Spindel aus, die annähernd in der Mitte der Zelle liegt und zur Medianebene senkrecht steht (Textfig. D¹). Das Ergebnis dieser Spindellage ist eine äquale Teilung von $2d^{111}$ in *Tr* und *Tl* (Textfig. E^{1a} u. F¹). Diese beiden Zellen, die sich als die Urzellen der vorderen linken bzw. rechten Teloblasten erweisen, liegen ähnlich wie die Urmesodermzellen rechts und links von der Medianebene und zwar ganz vorn am animalen Pol. Nach hinten bedecken sie ein wenig die Urmesodermzellen, die jetzt zum erstenmal die Tendenz zeigen, durch die Teilungsvorgänge der anderen Keimblätter in die Furchungshöhle hinein verlagert zu werden. In den Winkel, der bei der Durchschnürung von $2d^{111}$ zwischen *Tr* und *Tl* am animalen Pole entsteht, dringen Mikromeren ein, und dadurch werden die vorderen Urteloblasten ein wenig nach rückwärts verlagert. In *Tr* und *Tl* bilden sich sofort wieder Spindeln aus. Diese nehmen eine Lage ein, die schräg zur Medianebene verläuft. Beide Spindelrichtungen konvergieren nach hinten gegen die Medianebene und weichen nach vorn rechts und links auseinander. Dabei liegen die Spindeln etwas exzentrisch in ihren Zellen (Textfig. H¹). Bei der Durchschnürung entstehen daher inäquale Tochterzellen (Textfig. J¹). Rechts und links dicht an der Medianebene liegt je eine etwas größere Zelle, die Mutterzelle der vorderen Myoblasten, *Ml* und *Mr*. Rechts bzw. links von diesen nach vorwärts schließt sich je eine um ein geringes kleinere Zelle an, die beiden Neuroblasten *Nr* und *Nl*. Sie sind als Schwesterzellen von *Mr* und *Ml* an den Spindelresten eindeutig zu erkennen. Dadurch, daß *Nr* und *Nl* sich gewissermaßen in das Mikromerenband einschieben und gleichzeitig *Mr* und *Ml* nach rück-

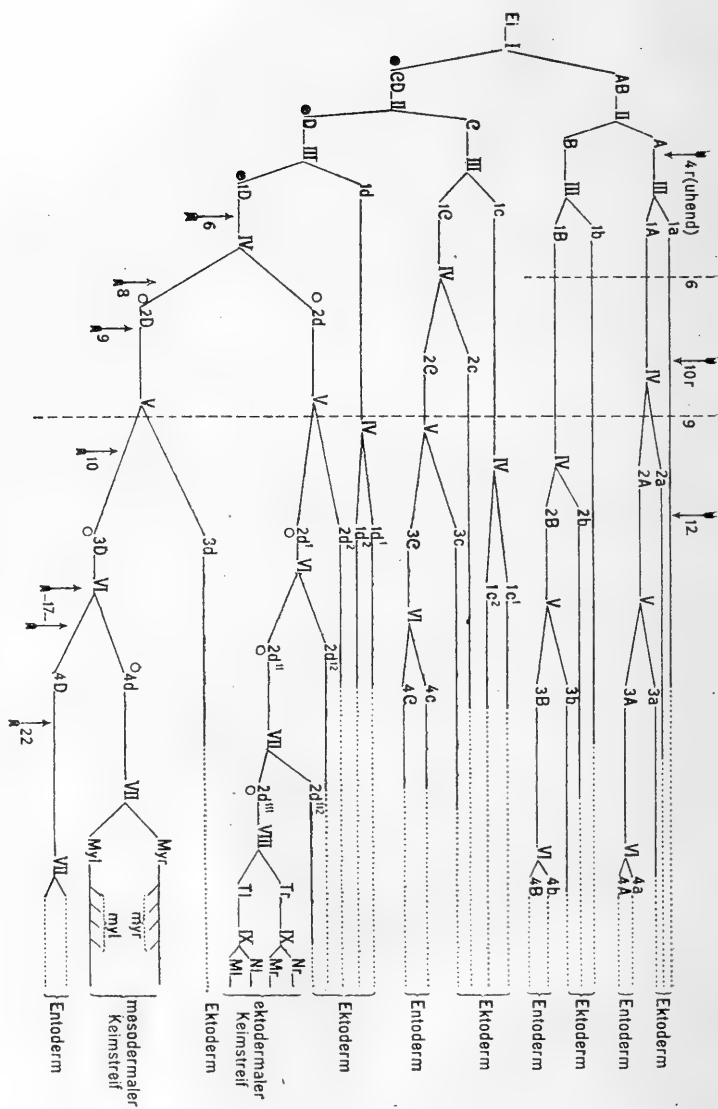
wärts verlagert werden, erhält das Mikromerenband eine eigentümlich gewundene Form.

Die Lagebeziehungen aller Bestandteile eines Embryos in diesem Stadium sind aus Fig. 19, Taf. 11 und den Textfig. J¹ und K¹ sehr gut ersichtlich, wobei zu beachten ist, daß die in den letztgenannten Figuren weiß gehaltenen kleinen Zellen *myr* und *myl* im Innern des Embryos, in der Furchungshöhle liegen. In solchen Embryonen von *Tubifex rivulorum* sind diejenigen Zellenbestandteile des Keimstreifs vorhanden, die BERGH zu seinen Untersuchungen über den Keimstreif der Oligochäten an *Lumbricus* als Ausgangselemente benutzt hat: Für den mesodermalen Anteil die beiden Urmesodermzellen *Myr* und *Myl* mit jungen Zellreihen, für den ektodermalen Anteil die Zellen, die in Anlehnung an BERGH und unter der Annahme, daß sie bei *Tubifex* dieselbe Bedeutung haben wie die entsprechenden Elemente bei *Lumbricus*, mit *Mr*, *Ml* und *Nr*, *Nl* benannt wurden. Weitere Untersuchungen müssen erst die Richtigkeit der gemachten Voraussetzung erweisen; doch gibt eine Bemerkung KOWALEVSKY's aus dem Jahre 1871 zu der gemachten Annahme jetzt schon einige Berechtigung. Diese besagt: „... daß die Keimstreifen (von *Tubifex*) an ihrem hinteren Ende nicht zusammen liegen, sondern weit voneinander abrücken, und daß man an dessen hinteren Enden nicht zu einer großen sondern zu 3 (unsere *My*, *M* und *N*) und in späteren Stadien zu 5 Zellen sieht.“ Mithin berechtigen meine Ergebnisse wohl zu dem abschließenden Urteil: Die Furchung des Oligochäten *Tubifex rivulorum* verläuft im allgemeinen nach dem Spiraltypus. Dabei liefern der 1. und 2. Somatoblast, also die Zellen *2d* und *4d* einen Keimstreif, der dem der Hirudineen entspricht.

C. Allgemeiner Teil.

1. Übersicht über die Furchung von *Tubifex rivulorum*.

Außer für *Rhynchelmis* (Tab. 1, S. 325) habe ich nach dem Vorgehen von SCHLEIP (1914a) und DIMPKE (1917), die für die Hirudineen *Clepsine* und *Herpobdella* ein übersichtliches Furchungschema entworfen haben, ein ebensolches für *Tubifex* hergestellt (Tab. 2, S. 356). Von links nach rechts fortschreitend ist in der Tabelle der ganze



Furchungsgang vom ungeteilten Ei bis zum letzten von mir beschriebenen Stadium dargestellt. Es ist natürlich unmöglich, alle individuellen Verschiedenheiten in der Zeitfolge tabellarisch zu erfassen; sie sind daher auch nur zum Teil eingezeichnet. Die Zellen sind genau so benannt, wie im beschreibenden Teil. Die Ordnungszahlen der Teilungsschritte sind durch römische Ziffern angegeben und zwar an der Stelle, wo die Spindelbildung beginnt. Alle sicher festgestellten Teilungen und Zellfolgen sind durch ausgezogene Linien dargestellt, nur vermutete oder nicht weiter verfolgte durch punktierte. Gleichzeitig erfolgende Teilungen sind genau senkrecht untereinander verzeichnet. Eine Gabelung, z. B. der Winkel $2d$ IV $2D$, bedeutet eine Spindel. Vertikalschnitte durch das Schema zeigen also ohne weiteres an: 1. die Zellenzahl des angeschnittenen Stadiums. 2. wieviel ruhende Kerne und wieviel in Mitose vorhanden sind, 3. aus welchen Zellen das Stadium besteht, deren Namen man jeweils links von der Vertikalen findet. Die Zellen mit den beiden Polplasmen sind durch einen dicken Punkt ausgezeichnet. Ihre Aufteilung ist durch kleine Kreise angedeutet.

Aus diesem Schema lassen sich eine Reihe von Eigentümlichkeiten der Furchung von *Tubifex* ablesen: Alle Mikromeren mit Ausnahme von $2d$ teilen sich langsamer als die Makromeren. Unter sich verhalten sie sich auch verschieden. Zuerst teilt sich $1d$, manchmal recht bald nach $1D$, vor allem wenn es ziemlich groß ist; dann folgen in kurzem Abstände $1c$ und in längerem $1a$ und $1b$. Dieser Phasenunterschied ist bei den großen Zellen noch beträchtlicher. Anfangs ist er zwar gering, so daß das 3- und 6-Zellenstadium rasch vorübergehen. Aber schon bei 10-Zellen ist ein wohl ausgebildetes Ruhestadium anzutreffen, in dem der *A*- und *B*-Quadrant hinter den großen Zellen des *D*- und *C*-Quadranten um einen ganzen Schritt zurückgeblieben sind. Später werden diese Unterschiede noch größer. So tritt in $3D$ und $2d^1$ der VI. Teilungsschritt immer früher ein als der V. in $2A$ und $2B$. Der *C*-Quadrant hält bis zur VI Teilung mit dem *D*-Quadranten annähernd gleichen Schritt, um dann aber auch stark zurückzubleiben. Im *D*-Quadranten selbst eilt $2d$ mit seinen großen Abkömmlingen vor denen von $2D$ voraus. Bei *Clepsine* versucht SCHLEIP für ähnliche Phasenunterschiede die Zellengröße und die Polplasmen verantwortlich zu machen. Bei *Tubifex* decken sich diese Unterschiede nicht ganz mit den Verschiedenheiten in dem Gehalt an Polplasmasubstanz. Denn die Zelle *C* erhält in

der Regel kein Polplasma und trotzdem bleiben ihre großen Abkömmlinge bis zum VI. Teilungsschritt nicht sehr weit hinter den großen Zellen des *D*-Quadranten zurück. Ferner teilen sich $2d$. . . vor $2D$. . . Trotzdem sie nicht mehr Polplasma besitzen als diese und bedeutend kleiner sind. Letzter Umstand spricht gegen die andere Gesetzmäßigkeit, daß sich große Zellen schneller teilen als kleinere, eine Regel, die sonst allgemein bei der Furchung von *Tubifex* befolgt wird. Zu den beiden, die Teilungsgeschwindigkeit bestimmenden Faktoren nämlich 1. der absolute Plasmagehalt, mithin bei gleichem Bau der Zellen ihre Größe, 2. das Vorhandensein von Polplasma substanz, ließe sich, falls die 2. Bedingung erfüllt ist, als ein 3. noch das Verhältnis der Zellengröße zur Polplasmamenge hinzufügen. Letzteres ist so zu verstehen: Es teilt sich eine Zelle um so schneller, je kleiner dieses Verhältnis ist. In $2d$ ist es annähernd gleich 1 zu setzen, in $2D$ dagegen viel größer, 2–3 etwa. Daher teilt sich $2d$ rascher als $2D$. Nimmt man weiterhin an, daß von diesen 3 Bedingungen die Zellgröße die stärkste bestimmende Kraft besitzt, so wäre damit auch die verhältnismäßig rasche Teilungsfolge im *C*-Quadranten erklärt.

Abgesehen von diesen zeitlichen Verschiedenheiten wird der Rhythmus der Spiralfurchung ziemlich festgehalten, was besonders dadurch zum Ausdruck kommt, daß in jedem Quadranten von den Makromeren drei Mikromeren abgeschnürt werden, $1a-1d$, $2a-2d$, $3a-3d$, die mit allen ihren Abkömmlingen Ektodermzellen sind, und zwar mit Ausnahme von $2d$ gewöhnliche Ektodermzellen. $2d$ nimmt eine Sonderstellung ein. Sie gibt im V.–VII. Teilungsschritt je eine kleine Zelle ab zur Vermehrung der gewöhnlichen Ektodermzellen, um dann im VIII. Teilungsschritt sich äqual in die beiden Mutterzellen für die vorderen Teloblasten zu teilen, die ihrerseits beim IX. Teilungsschritt in die Neuroblasten und die Mutterzellen für die vorderen Myoblasten zerlegt werden. Aus $2d$ geht also der ektodermale Teil des Keimstreifs hervor. Mithin entspricht $2d$ dem 1. Somatoblasten bei den Polychäten. Beim VI. Teilungsschritt sind beide Tochterzellen von $3A-3C$ entodermaler Natur. $3D$ verhält sich anders. Hier ist nur $4D$ eine Entodermzelle, während $4d$ rein mesodermaler Natur ist; sie teilt sich beim VII. Teilungsschritt äqual in die beiden Urmesodermzellen, die von jetzt ab kleine Mesodermzellen in die Furchungshöhle hineinsprossen. $4d$ ist also dem 2. Somatoblasten der Polychäten gleich zu setzen. Die Polplasma werden an die Zellfolge $CD-D-1D$ weitergegeben, dann

auf $2d$ und $2D$ gleichmäßig verteilt, $2D$ gibt seinen Anteil über $3D$ an $4d$ ab. Der andere Teil wird wahrscheinlich von $2d$ über $2d^1$, $2d^{11}$ an $2d^{111} = UT$ die vordere Teloblastenmutterzelle weitergegeben. Vergewenwärtigen wir uns neben diesen aus der Tabelle abzulesenden Tatsachen die spiralgige Spindelstellung, die mit voller Sicherheit für die Zellen D , A , B , $1D$, $1C$, $2D$, $2d$, $2d^1$ nachgewiesen wurde, in anderen Fällen sehr wahrscheinlich ist und die Lagebeziehungen in den Anfangsstadien, so ist die Feststellung, daß die Furchung nach dem Spiraltypus verläuft, sehr gut gestützt.

Einige individuelle Variationen habe ich auch in der Tabelle festzuhalten versucht; sie sind durch Strichelung angedeutet und die sich ergebenden Stadien durch ebenfalls gestrichelte Vertikalen angezeigt. Ferner habe ich die häufigeren Stadien an dem unteren Rande der Tabelle jeweils an dem zugehörigen Platze der Vertikalen vermerkt, die weniger häufigen am oberen Rande. Es ist selbstverständlich, daß diese tabellarische Zusammenfassung nur schematisch ist, und man daher für alle relativen Zeitangaben sich einen gewissen Spielraum denken muß.

2. Vergleichende Schlußbetrachtungen.

Das *Tubifex*-Ei furcht sich also nach dem Spiraltypus, die Beweise hierfür wurden schon oben zusammengestellt. Wenn die spiralgige Spindelstellung in manchen Zellen nicht beobachtet werden konnte, so beruht das sicher zum Teil darauf, daß diese Einstellung meist erst sehr spät in der Anaphase zustande kommt, zum Teil wohl auf die durch die starken Größenunterschiede veränderten Druckverhältnisse. So weit gehende Größenunterschiede, wie bei *Tubifex*, wurden bei den Polychäten im allgemeinen nicht beobachtet, wohl aber solche geringerer Natur; und wenn überhaupt eine inäquale Furchung vorlag (*Nereis*, *Amphitrite*, *Arenicola*), so gingen auch meist parallel damit Beobachtungen über Unterschiede in der Teilungsgeschwindigkeit. Es ließ sich dann im allgemeinen nachweisen, daß sie durch die auftretenden Größenunterschiede bedingt sind, nach der Regel: „Daß eine Zelle sich um so früher teilt, je größer sie ist.“ Für *Tubifex* gilt diese Regel auch im allgemeinen, ebenso wie die andere die mit der ersten sehr eng verknüpft ist, nämlich, daß der absolute Plasmagehalt einen bestimmten Einfluß auf die Teilungsgeschwindigkeit besitzt. Wie man sich dabei die Wirkung der Polplasmen vorstellen kann, wurde schon ausgeführt.

Bei den Polychäten variieren die Teilungsrichtungen des 1. Somatoblasten nach den Arten. Meistens werden die abwechselnden dextiotropen und läotropen Spindelstellungen bald aufgegeben und es kommt zu symmetrischen Teilungen. Bei *Tubifex* schnürt der 1. Somatoblast genau dem Spiraltypus entsprechend zuerst 2 kleine Zellen ab, eine nach rechts, die andere nach links. Dann stellt sich bei der folgenden Teilung die Spindel in der Medianebene ein, und es kommt zur Abschnürung einer 3. kleinen Zelle. Beim nächsten Furchungsschritt ist die Perpendikularitätsregel wieder eingehalten. Die Spindel stellt sich senkrecht zur Medianebene ein; die Zelle wird äqual geteilt. Es liegt hier die 1. symmetrische Teilung vor. Der 2. Somatoblast teilt sich von vornherein symmetrisch in die beiden Urmesodermzellen. Er enthält kein entodermales Material mehr. Da er bei der VI. Furchungsteilung aus *3D* als Mikromer entsteht und in den anderen Quadranten die entsprechenden Mikromeren *4a—4c* Entodermzellen sind, ist der 2. Somatoblast bei *Tubifex* und damit das gesamte Mesoderm als Entomesoderm aufzufassen, genau wie bei den Polychäten.

In ihren vergleichenden Betrachtungen über die Furchung der Kieferegel und Rüsselegel kommt Frl. DIMPKER zu dem Ergebnis, daß die Kieferegel im allgemeinen weiter vom Spiraltypus der Furchung abweichen, als die Rüsselegel. Ein Vergleich beider Formen mit *Tubifex* hinsichtlich der Furchung ist an Hand der vorliegenden Furchungstabellen leicht durchführbar. Bei allen 3 Formen sind die reifen Eier deutlich polar gebaut. Es finden sich nämlich bei ihnen wohl ausgeprägte Polplasmen von etwa gleichem Bau. Ihr weiteres Schicksal ist auch annähernd dasselbe. Vom Ei gelangen sie in die Zellfolge *CD*, *D*, *1D* und dann werden sie auf *2D* und *2d* gleichmäßig verteilt. Bei *Clepsine* und *Herpobdella* sind sie von jetzt ab als gesonderte Bezirke in *2D* und *2d* nicht mehr zu erkennen. Ihre Substanz verteilt sich gleichmäßig zwischen den Dotterkugeln, so daß sich diese beiden Zellen vor den übrigen großen Blastomeren nur durch relativ größeren Plasmagehalt auszeichnen. Bei *Tubifex* ist das anders. Hier besteht *2d* fast ausschließlich aus Polplasmasubstanz und von dieser leiten sich im wesentlichen die vorderen Teloblasten her. In *2D* macht die Polplasmasubstanz etwa die Hälfte bis ein Drittel der ganzen Zelle aus. Diese vermischt sich nicht mit dem Dotter, sondern wird über *3D*

und *4d* an *Myr* und *Myl* abgegeben. Somit bauen sich aus diesem Teil der Polplasmen die hinteren Teloblasten auf.

In allen 3 Fällen verlaufen die ersten Teilungen ziemlich gleich; abgesehen von den Größenverhältnissen sind das 4- und 8-Zellenstadium sehr ähnlich, nur das 6-Zellenstadium ist verschieden. Bei *Tubifex* sind hier die beiden Mikromeren *1d* und *1c* nach dem Spiraltypus angeordnet, bei *Clepsine* und *Herpobdella* nicht. Spiralfurchung und Vorseilen von *D* und *C* vor *A* und *B* und wiederum von *D* vor *C* finden sich bei allen 3 Formen in den frühen Stadien. Die Teilung von *1D* ist auch noch ziemlich ähnlich. Es entsteht jedesmal der 1. Somatoblast *2d*. Bei *Herpobdella* ist dieser genau so groß wie seine Schwesterzelle *2D*. Letztere berührt nicht den animalen Pol. Die Teilung von *1D* läßt sich also als eine symmetrische auffassen und zwar hinsichtlich der Lage und der Größe beider Tochterzellen. Bei *Clepsine* und *Tubifex* ist *2d* bedeutend kleiner als *2D*, bei letzterem berührt *2D* den animalen Pol nicht, bei *Clepsine* dagegen wohl. Von hier aber verlaufen die weiteren Vorgänge bei *Tubifex* und *Clepsine* noch eine Zeitlang ähnlich, während sich *Herpobdella* anders verhält. Hier teilen sich *1A* und *1B* überhaupt nicht mehr. *1C* teilt sich noch einmal in *2C* und *2c*, davon liefert *2c* Entoderm, während *2C* sowohl wie *1A* und *1B* degenerieren. Aus *2d* gehen jetzt, ohne daß vorher kleine Zellen abgegeben werden, die vorderen Teloblasten hervor. *2D* enthält kein Ektoderm mehr, sondern nur noch Entoderm und Mesoderm. Bei *Clepsine* und *Tubifex* werden von den Zellen *1A*—*1C* noch je 2 weitere Mikromeren abgeschnürt und zwar bei letzterem zum Teil unter spiraliger Spindelstellung; alle diese Mikromeren liefern Ektoderm. Ferner schnüren *2d* und *2D* noch je eine ektodermale kleine Zelle ab, bei *Tubifex* wiederum unter Ausbildung von spiralig gestellten Spindeln. Von jetzt ab hören aber auch zwischen diesen beiden Formen die Ähnlichkeiten auf. Bei *Clepsine* enthält *3D* nämlich nur noch Mesoderm; diese Zelle wird äqual in die beiden Urmesodermzellen zerlegt. In *2d* und seiner Folge entstehen jetzt durch abwechselnde äquale und inäquale Teilungen, wobei die Perpendikularitätsregel gewahrt bleibt, die 4 vorderen Teloblastenpaare und Epidermiszellen. In den Blastomeren *3A*—*3C* teilen sich von jetzt ab nur noch die Kerne, die Zellen selbst werden nicht mehr durchgeschnürt, höchstens das Blastomer *3C* macht nochmal eine Ausnahme. Bei *Tubifex*, teilen sich *3A*—*3C* noch weiter und zwar vollständig in Entodermzellen; ebenfalls verhalten

sich $2d^1$ und $3D$ noch genau so wie es dem Spiraltypus entspricht. Dies wurde im vorhergehenden Abschnitt näher besprochen.

Frl. DIMPKE hat schon ausgeführt, daß die Polychäten in ihrer Entwicklung allgemein lange an der Spiralfurchung festhalten, daß ferner einige entwicklungsgeschichtlich bedeutende Blastomeren nur wenig an Größe unter den anderen hervorragen und daß nur geringe Verschiedenheiten in der Teilungsgeschwindigkeit auftreten. Dadurch stehen die Polychäten am Anfang einer Reihe an deren Ende *Herpobdella* zu setzen ist, während *Clepsine* einen mittleren Platz einnimmt. Hinsichtlich der Verhältnisse im *D*-Quadranten steht *Herpobdella* den Polychäten aber näher als *Clepsine*. Es fragt sich nun, wie ist *Tubifex* in diese Reihe einzuordnen? Dieser Annelid hält länger an der Spiralfurchung fest als *Clepsine* und *Herpobdella*. Die Phasenunterschiede sind nicht ganz so groß, dagegen sind die Größenunterschiede bedeutender. Was nun die verschiedene Größe von *A—C* betrifft, so fällt diese nicht sehr ins Gewicht, da diese 3 Zellen gleiche entwicklungsgeschichtliche Bedeutung haben. Hinsichtlich der Größe und Lage der Zellen $2D$ und $2d$ läßt sich *Tubifex* nicht so leicht einordnen. Der Größenunterschied ist sehr viel beträchtlicher als bei *Herpobdella*, dort teilt sich nämlich $1D$ äqual, dagegen ist ihre Lage bei beiden dieselbe; $2d$ liegt am animalen Pol, $2D$ am vegetativen. Bei *Clepsine* und *Tubifex* stimmen die Größenverhältnisse mehr überein, dagegen gar nicht die Lage. In der Determination der einzelnen Blastomeren steht *Tubifex* den Polychäten sehr nahe; man kann im allgemeinen also wohl an der Reihe Polychäten, *Tubifex*, *Clepsine*, *Herpobdella* festhalten.

Der Furchungsverlauf von *Rhynchelmis*, wie ihn hauptsächlich VEJDOVSKÝ beschreibt, wurde in der Einleitung schon besprochen. Eine Gegenüberstellung der dort angeführten Tatsachen und der in vorliegender Untersuchung für *Tubifex* gefundenen Ergebnisse zeigt, daß hier weitgehende Übereinstimmungen bestehen. Bei beiden Formen finden sich in den reifen Eiern Polplasmen, die sich während der Reifung unter amöboiden Bewegungserscheinungen ausbilden. Im Beginn der Entwicklung vergrößern sie sich noch etwas, um dann in die Zellfolge *CD*, *D*, $1D$ überzugehen. Das weitere Verhalten ist auch ähnlich, insofern als in beiden Fällen die Polplasmen sich nicht zwischen den Dotterkugeln auflösen, sondern nach und

nach die Teloblasten liefern. Bei *Rhynchelmis* geht das so vor sich, daß *1D* nacheinander die 3 Mesomeren sprossen läßt, die lediglich aus Polplasma-substanz bestehen. Die beiden ersten Mesomeren liefern die vorderen Teloblasten, das hintere den Mesodermstreif. Im Prinzip ist dieser Vorgang also derselbe wie er sich auch bei *Tubifex* gefunden hat.

Abgesehen von der Lage der Spindeln, die bei *Rhynchelmis* nicht so genau klar gestellt ist, stimmen ferner die ersten Furchungsvorgänge sehr überein. Das 4- und 8-Zellenstadium entsprechen sich fast vollkommen, abgesehen davon, daß bei *Rhynchelmis* nach VEJDOVSKÝ auf ein 2-Zellenstadium *CB* und *AD* ein 4-Zellenstadium folgt, in dem *A* rechts und *C* links liegt. Man darf wohl vermuten, daß diese Angabe VEJDOVSKÝ's auf einem Irrtum beruht. Auch das nun folgende Auseinanderdrängen der Mikromeren durch die Polplasmazellen findet sich bei beiden Formen. Eigenartig und einzig dastehend ist aber bei *Rhynchelmis* die Bildung der 3 Mesomeren. Hier trennen sich die beiden ektodermalen Bestandteile des Keimstreifs, die nervöse und muskulöse Anlage, schon sehr frühzeitig voneinander. Dadurch weicht *Rhynchelmis* von dem Spiraltypus der Furchung etwas mehr ab, als *Tubifex*.

Weiter lassen sich keine Vergleiche anstellen, schon aus dem Grunde, weil für *Rhynchelmis* keine ganz genaue Zellfolge beschrieben ist. Man darf aber sicher annehmen, daß eine Neuuntersuchung dieses Objekts mit Hilfe der Schnitt- und Rekonstruktionsmethode noch mehr Übereinstimmung mit dem Verhalten von *Tubifex* aufdecken wird. Eine Gegenüberstellung dieser beiden Formen mit anderen Oligochäten, etwa *Branchiobdella* und vor allem *Lumbricus* ist zur Zeit noch ganz unmöglich. Denn obschon gerade diese letzte Gattung sehr häufig untersucht worden ist, und zwar die verschiedensten Arten davon, so fehlen doch gesicherte Tatsachen zu einem Vergleich in jeder Beziehung. Das einzige, was für die frühen Entwicklungsstadien von *Lumbricus* völlig erwiesen zu sein scheint, das sind die individuellen Verschiedenheiten.

Ob nun, wie Frl. DIMPKE vermutet, eine genauere Untersuchung dieser Verschiedenheiten in der Entwicklung von *Lumbricus* und ebenso von *Tubifex*, bei dem sie ja auch ziemlich beträchtlich sein können, wirklich zu dem Ergebnis führen werden, daß sie einige Aufklärung darüber geben, wie die Abänderung der Furchungsweise von *Clepsine* und *Herpobdella* gegenüber der Spiralfurchung entstanden ist, das müssen weitere Untersuchungen zeigen. Die individuellen

Verschiedenheiten, die sich bei *Tubifex* vorgefunden haben, geben meines Erachtens keinen genügenden Hinweis in dieser Richtung, denn trotz ihrer Beträchtlichkeit, die sie manchmal aufweisen, ändern sie an der Determination der Blastomeren im Prinzip nichts. Zwei Besonderheiten können *Tubifex* in der aufgestellten Reihe Polychäten—*Tubifex*—*Clepsine*—*Herpobdella* allerdings näher an *Clepsine* und *Herpobdella* heran bringen. Das ist 1. das Abschnüren eines entodermalen Mikromers *3b* und 2. das sehr starke Zurückbleiben des *C*-Quadranten gegenüber dem *D*-Quadranten in der Teilungsgeschwindigkeit. Beides wurde einmal beobachtet.

Würzburg, den 24. Juli 1920.

Literaturverzeichnis.

- BERGH, R. S., 1890, Neue Beiträge zur Embryologie der Anneliden.
I. Zur Entwicklung und Differenzierung des Keimstreifs von *Lumbricus*,
in: Z. wiss. Zool., Vol. 50.
- , 1891, II. Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Hirudineen, *ibid.*
Vol. 52.
- CHILD, C. M., 1900, The early development of *Arenicola* and *Sternaspis*,
in: Arch. Ent.-Mech., Vol. 9.
- DIMPKER, A. MARIE, 1917, Die Eifurchung der *Herpobdella atomaria*
CARENA, in: Zool. Jahrb., Vol. 40, Anat.
- DITLEVSEN, A., 1904, Studien an Oligochäten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 77.
- D'UDEKEM, J., 1854—1855, Histoire nat. du *Tubifex* des Ruisseaux,
in: Mém. Acad. Belgique, Vol. 26.
- , 1855—1856, Developpement du *Lumbric* terrestres, *ibid.*, Vol. 27.
- GATHY, E., 1900, Contributions à l'étude du développement de l'oeuf et
la fécondation chez les Annélides (*Tubifex rivulorum* LAM. et *Clepsine*
complanata SAV.), in: Cellule, Vol. 17.
- HATSCHKE, B., 1878, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden,
in: Arb. Zool. Inst. Wien I.
- HOFFMANN, W., 1898, Über Zellplatten und Zellplattenrudimente, in:
Ztschr. wiss. Zool.
- KLEINENBERG, N., 1880, The development of the Earth-worm, in: Quart.
Journ. Microsc. Sc.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1909, Lehrbuch der vergleichenden Ent-
wicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Allg. Teil, 3. Lief., Jena.
- KOWALEVSKY, A., 1871, Embryologische Studien an Würmern und Arthro-
poden, in: Mém. Acad. St. Pétersbourg, Vol. 16, No. 12.

- RATZEL und WARSCHAVSKY, 1868, Zur Entwicklungsgeschichte der Regenwürmer, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 18.
- ROULE, 1889, Études sur le développement des Annélides et en particulier d'un Oligochaete limicole marin., in: Ann. sc. nat., Vol. 7.
- SALENSKY, W., 1887, Études sur le développement des Annélides, in: Arch. Biol., Vol. 6.
- SCHLEIP, W., 1913, Die Furchung des Eies von Clepsine und ihre Bedeutung zur Furchung des Polychäteneies, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br., Vol. 20.
- , 1914a, Die Furchung des Eies der Rüsselegel, in: Zool. Jahrb., Vol. 37, Anat.
- , 1914b, Die Entwicklung zentrifugierter Eier von Clepsine sexoculata, in: Verh. deutsch. Zool. Ges.
- STAFF, F., 1910, Organogenetische Untersuchungen über Ctenodrilus lacuum HOFFEN., in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 18.
- VEJDOVSKÝ, FR., 1884, System und Morphologie der Oligochäten, Prag.
- , 1888—1892, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Heft 1—5, Prag.
- VEJDOVSKÝ und A. MRÁZEK, 1903, Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung. Nach Untersuchungen am Rhynchelmis-Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 62.
- WHITMAN, C. O., 1878, The embryologie of Clepsine, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 18.
- WILSON, E., 1889, Embryologie of the Earthworm, in: Journ. Morphol., Vol. 3.
- , 1891, The origin of the mesoblast-bands in Annelids, *ibid.*, Vol. 4.
- , 1892, The cell lineage of Nereis, *ibid.*, Vol. 6.
- ZIELINSKA, J., 1909, Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 44.
-

Erklärung der Abbildungen.

an animales Polplasma*äu* äußere Eihaut*Ble* Blastocöl*ek* Ektoderm*en* Entoderm*i* innere Eihaut*I R. K* erster Richtungskörper*II R. K* zweiter Richtungskörper*Mr* u. *Ml* rechter und linker vorderer
primärer Myoblast*myr* u. *myl* rechte und linke Mesodermmzellreihe*Nru* u. *Nl* rechter und linker Neuroblast*sp* Spindelrest*veg* vegetatives Polplasma*Z. K* Zwischenkörper

Die Abbildungen sind alle nach Schnitten hergestellt. Sie sind gezeichnet mit ZEISS Obj. C, Occ. 2 in Höhe des Objektisches.

Tafel 10.

Fig. 1. Frisch abgelegtes Ei mit der 1. Richtungsspindel.

Fig. 2. Reifes Ei mit Furchungskern und den beiden Richtungskörpern vor dem Beginn der 2. Bewegungsperiode.

Fig. 3. Ei, das den *II R. K* gerade abschnüren wird, und mit der 2. Bewegungsperiode begonnen hat.

Fig. 4. Reifes Ei mit Furchungskern nach der 2. Bewegungsperiode.

Fig. 5. Reifes Ei mit ausgebildeten Polplasmen. Der Dotter ist durch die Fixierungsflüssigkeit fast vollständig aufgelöst, daher das Plasmaretikulum sehr gut sichtbar.

Fig. 6. Reifes Ei mit ausgebildeten Polplasmen von verschiedener Form.

Fig. 7. Reifes Ei während der 2. Bewegungsperiode, die in diesem Falle verspätet eingetreten ist.

Fig. 8. Meridionalschnitt durch ein Ei, in welchem die 1. Furchungsspindel sich eben angelegt hat.

Fig. 9. Schnitt in Richtung der Eiachse durch ein 2-Zellenstadium mit ruhenden Kernen.

Fig. 10. Schnitt senkrecht zur Eiachse durch ein 2-Zellenstadium. Beginn der Spindelbildung in *CD*.

Tafel 11.

Fig. 11a u. b. 2 nicht aufeinander folgende Schnitte durch ein 2-Zellenstadium in Richtung der Eiachse. Spindel in *CD* quer getroffen.

Fig. 12. Meridionalschnitt durch die Zelle *CD* im Augenblicke ihrer Durchschnürung in *C* und *D*. Zellplatte.

Fig. 13. Meridionalschnitt durch die Zellen *C* und *D* eines 4-Zellenstadiums. Beide Zellen mit Spindeln.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Zelle *1D* eines 6-Zellenstadiums.

Fig. 15. Schräger Horizontalschnitt durch ein 8-Zellenstadium. *1D* im Augenblick der Durchschnürung in *2D* und *2d*.

Fig. 16. Schräger Horizontalschnitt durch ein 10-Zellenstadium. *2D* und *2d* mit Spindeln.

Fig. 17. Horizontalschnitt durch die ruhenden Zellen *2d*¹ und *3D* eines 17-Zellenstadiums.

Fig. 18a—c. 3 nicht aufeinander folgende Querschnitte durch einen 24-zelligen Embryo, wie er in Textfig. C¹ in dorsaler Ansicht dargestellt ist. Schnitt a durch die Gegend der Zelle *4D*, Schnitt b durch *4d* und Schnitt c durch *2d*¹¹¹.

Fig. 19. Horizontalschnitt durch ein Stadium mit jederseits 3 Teloblasten. Im Schnitt sind nur die vorderen Teloblasten getroffen, die hinteren nicht, dagegen von ihnen schon gesproßte Mesodermzellen.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Hautdrüsen der Apiden und verwandter Formen.

Von

Franz Heselhaus.

Mit Tafel 12—22.

„Im allgemeinen“, sagt v. BUTTEL-REEPEN im Vorwort zu seinem „Leben und Wesen der Bienen“ (1915), „sind wir bezüglich der Biologie der Honigbiene zu einem gewissen Abschlusse gelangt, wenngleich manche Einzelfragen noch der Erledigung harren.“ Eine solche Einzelfrage ist auch die nach der Funktion der Hautdrüsen. Da die Biologie der Honigbiene weitgehend geklärt ist, darf man sich der Hoffnung hingeben, daß bei einigem Studium diese Einzelfrage sich lösen lassen wird. Unter Hautdrüsen verstehe ich in dieser Arbeit nicht bloß die verhältnismäßig kleine Zahl, welche auf dem nach außen freiliegenden Integument münden, sondern ich fasse damit nach JANET (1898, p. 2) eine Anzahl Drüsen zusammen, „die direkt vom Integument gebildet sind und auf seiner Oberfläche münden“, ohne mich im Augenblick auf JANET's Begründung einzulassen. Es sind also die Drüsen des eigentlichen Verdauungskanals und die Geschlechtsdrüsen ausgeschlossen, aber die sogenannten Speicheldrüsen und die Giftdrüsen werden miteingerechnet.

Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildeten die Speicheldrüsen, gewiß kein unbebautes Gebiet, aber darum nicht weniger dunkel und nicht weniger anregend. Es ist gewiß merkwürdig, daß die so wohl bekannte Biene, die eine ganze Anzahl großer Drüsenkomplexe be-

sitzt, außer den Geschlechtsdrüsen und Wachsdrüsen kaum eine andere Drüse enthält, deren Funktion eindeutig bekannt wäre. Das ist auffallend, wenn man bedenkt, wieviele Forscher besten Rufes sich an der Untersuchung beteiligt haben. Da begegnen uns Namen wie SWAMMERDAM, RÉAUMUR, DUFOUR, LEYDIG, v. SIEBOLD, LEUCKART, um nur die klangvollsten zu nennen. In den letzten Jahren ist die Anteilnahme an diesen Fragen etwas zurückgeblieben, vielleicht infolge jener ausgiebigen Behandlung in früherer Zeit, vielleicht weil man auf wenig Dank rechnen mochte. Natürlich wurden die Drüsen in allen Bienenbüchern erwähnt, aber größere zusammenfassende und vergleichende Bearbeitungen sind seit SCHIEMENZ (1883) und BORDAS (1895) meines Wissens nicht mehr erschienen. Schon SCHIEMENZ hatte in seiner gewissenhaften Arbeit „Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene“ (1883) eine Anzahl anderer Apiden zum Vergleiche herangezogen; BORDAS bespricht in seinem umfangreichen Werke „Appareil Glandulaire des Hyménoptères“ (1895) die ganze Hymenopterenreihe, wobei er jede einzelne Drüse sehr ausführlich beschreibt. Was mir den Mut gab, trotzdem diese Untersuchung nochmals aufzunehmen, war die Erkenntnis, daß die beiden Bearbeiter verhältnismäßig wenig der Biologie der besprochenen Bienenarten ihr Augenmerk zugewandt hatten. BORDAS begnügt sich überhaupt mit der genauen morphologisch-anatomischen Beschreibung der Drüsen, nur selten gibt er histologische Einzelheiten, noch seltener physiologische Deutungen. SCHIEMENZ hat nur die Apiden und nur ihre Speicheldrüsen berücksichtigt. Spätere Arbeiten hatten ein viel engeres Feld und waren dadurch der Gefahr ausgesetzt, daß ihre Deutungsversuche viel einseitiger wurden. Tatsächlich ist die Frage nach der Funktion der massivsten Drüsen bei der Honigbiene noch eine offene. Vielleicht liegt der Fehler der bisherigen Untersuchungen darin, daß man stets von der Honigbiene ausging und unmittelbar bei ihr die Funktion der Drüsen zu ergründen suchte. Nun ist aber die Honigbiene doch alles in allem ein sehr hochentwickeltes Insekt, das besonders infolge des sozialen Lebens eine hohe Komplikation seiner Lebensbedingungen aufweist. Das dürfte auch für die Drüsen besondere Leistungen, d. h. für die Forschung besondere Rätsel bedingen. Sollte es nicht ratsamer sein, zunächst bei niedriger stehenden Verwandten die Funktion dieser Drüsen aufzudecken und von ihnen auf die Honigbiene zu schließen? Das hat SCHIEMENZ auch getan, aber er hat die einfacheren Formen eher als Nebensache behandelt. Ich möchte sie in den Vordergrund rücken,

Bei ihnen schon ein Ergebnis zu gewinnen suchen und dann nur nachsehen, ob es mit unseren Kenntnissen von der Honigbiene übereinstimmt.

Dabei darf man sich nicht auf die Betrachtung der Solitären beschränken, denn die Sozialen haben durch die Staatenbildung ein ganz eigenartiges abänderndes Prinzip hinzubekommen, aber auch nicht auf die Sozialen, denn sie sind zu weit fertig, wenigstens was unsere heimischen Sozialen betrifft. Bei den Zeitverhältnissen stand mir gut konserviertes Material aus den Tropen nicht zur Verfügung. Ich habe auch für einige Hauptfragen die Verhältnisse bei Sphegiden, Pompiliden und Vespiden mitberücksichtigt und bei ihnen manche Korrektur und Ergänzung gefunden.

Es zeigte sich aber bald, daß ich auch den Kreis der zu untersuchenden Drüsen erweitern mußte. Ich beobachtete, daß eine Faltenwespe (*Hoplomerus spinipes*) ihren Kropf für dieselbe Funktion brauchte, für die eine Pelzbiene eine Hinterleibsdrüse in Tätigkeit setzte. So wurden bald sämtliche nach außen mündende Drüsen in den Kreis der vergleichenden Untersuchung gezogen und so auf breitester Grundlage eine Bewertung der einzelnen aufgebaut.

Aber das Verfahren hat seine Schwierigkeiten. Zunächst ist es nicht anwendbar auf Sonderorgane einzelner Gattungen, wie wir sie bei *Andrena*, *Anthidium* u. a. kennen lernen werden. Ferner ist es mißlich, daß eine Drüse ihre Funktion wechseln kann. Das ist im Leben des Individuums der Fall. Dieselbe Drüse ist zuerst bei der Larve eine Speicheldrüse, dann eine Spinndrüse und wird allerdings nach einer Zellerneuerung bei der Imago wieder eine Speicheldrüse (vgl. JANET 1895 p. 106). Beispielen, daß Drüsen von einer Gattung zur anderen ihre Funktion gewechselt haben, werden wir mehrfach begegnen. Ferner ist eine gewisse Willkür in der Auswahl des Beweismaterials nicht zu vermeiden. Man untersucht das eingehend, was man in entsprechender Anzahl fangen und gut konservieren kann. Gewisse Formen, die vielleicht die Erkenntnis bedeutend gefördert hätten, habe ich nicht gefunden; von anderen, die ich fand, konnte ich die Eigenheiten des Nestbaues nicht ermitteln. Das sind Lücken, die ich in der Arbeit lassen muß, die ich aber nachträglich auszufüllen hoffe.

Herrn Prof. Dr. HESSE, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und von dem ich auch im Verlaufe derselben die fruchtbarsten Winke erhielt, den Herren Prof. VOIGT und SCHMIDT, die mir besonders in der technischen Durchführung Hilfe geboten, sowie den anderen Herren des Bonner Zoologischen Instituts, überhaupt allen,

die zum Gelingen der Arbeit irgendwie beigetragen haben, möchte ich auch an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aussprechen.

Material und Methode.

Die untersuchten Immen habe ich zum weitaus größten Teil selbst gesammelt, die meisten in der Nähe von Bonn. Wir haben hier nicht die Immeneldorados, wie sie FABRE in seinen *Souvenirs entomologiques* schildert, aber unsere Lößwände beherbergen doch manche interessante Art, und das Bienenleben am Eingang des Ahrtales bei Remagen mag an südliche Verhältnisse erinnern. Dort ist an einigen Stellen eine hohe Lößlage angeschnitten, die für *Anthophora*, *Andrena*, *Halictus*, *Sphecodes*, *Osmia* und ihre Schmarotzer die günstigsten Nistgelegenheiten bietet. Durch die Veröffentlichungen VERHOEFF'S (1892, 1897) und MEYER'S (1912) ist diese Örtlichkeit in der Literatur bereits bekannt. Leider sind die Verkehrsverhältnisse so schlecht geworden, daß ich den Vorteil, den sie bietet, doch nicht voll ausnutzen konnte. Freilich brauchte ich nicht unbedingt immer die Nester selbst zu sehen, es genügte mir oft, die Tiere selbst zu fangen und zu untersuchen und für die biologische Seite der Frage mich auf die Forscher zu verlassen, die unter günstigeren Verhältnissen sichere Feststellungen hatten machen können. Aber es gab schließlich Probleme, die nur eine ganz spezielle Untersuchung klären konnte. In einigen Fällen hatte ich dazu Gelegenheit, in anderen muß ich mich begnügen, auf das Problem als solches hinzuweisen. Es wird die Übersichtlichkeit der Arbeit fördern, wenn ich die berücksichtigten Arten hier zusammenstelle (nach SCHMIEDEKNECHT 1907).

Soziale Apiden.

Apis mellifica ♂, ♀, ♀.

Bombus lapidarius, *hypnorum*, *agrorum*, *terrestris*, *hortorum*.

Solitäre Podilegiden.

Anthophora fulvitaris, *parietina*, *acervorum*.

Eucera longicornis.

Xylocopa violacea.

Andrena nigroaenea, *carbonaria*, *fulva*, *nitida*, *clarkella*, *morawitzi*, *albicans*, *praecox*, *gwynana*, *parvula*, *flavipes*, *lathyri*.

Halictus rubicundus, *quadricinctus*, *malachurus*, *morio*.

Sphecodes gibbus.

Colletes daviesanus, *fodiens*.

Prosopis variegata.

Solitäre Gastrilegiden.

Megachile centuncularis, ericetorum.

Osmia cornuta, bicornis, aenea.

Anthidium manicatum.

Parasitische Apiden.

Psithyrus rupestris, vstalis, campestris.

Melecta armata.

Nomada lincoln, succincta u. spp.

Coelioxys aurolimbata, quadridentata.

Sphegiden.

Mellinus arvensis.

Cerceris rybyensis.

Ammophila sabulosa.

Trypoxylon figulus.

Pompiliden.

Pompilus viaticus.

Vespiden.

Vespa crabro, germanica, vulgaris, rufa.

Polistes gallicus.

Ancistrocerus parietum.

Hoplomerus laevipes, spinipes.

Wenn es möglich war, wurden die Tiere frisch untersucht. Dabei zeigte es sich als empfehlenswert, wenn man die betreffenden Körperteile, besonders Kopf und Thorax, in Paraffin einschmilzt, wie es BAUER (1910, p. 594) für *Dytiscus* angibt. Beim Abdomen ist die Methode weniger gut; dort ziehe ich es vor, das ganze Abdomen aufzuschneiden und den Gehamtinhalt mit den letzten Ringen herauszunehmen. In jedem Falle werden die einzelnen Drüsen möglichst freipräpariert und entweder direkt untersucht oder nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure, Kalilauge oder nach Färbung mit Pikrokarmín und Differenzierung mit Salzsäure-Alkohol. Für die Zwecke, die bei solchen Ganzpräparaten von Drüsen zunächst ins Auge gefaßt waren (Unterscheiden der Drüsen von anderen, besonders Fettgeweben, Zählen der DrüsenSchläuche und Kerne) war das altberühmte Pikrokarmín ausgezeichnet. So hergestellte Präparate wurden meistens in Glyzerin oder auch in Glyzeríngelatíne aufgehoben. Für besondere Zwecke wurden eigene Färbungen angewandt,

von denen hier nur Sudan III für den Nachweis von Fett und Kongorot für die Hervorhebung von Chitinlamellen genannt werden sollen.

Sollten Drüsen geschnitten werden, so wurden sie entweder im Tier, das nur an mehreren Stellen angeschnitten wurde, konserviert oder erst nach Freilegung der Drüse. Im ersteren Falle hatte ich ganz befriedigende, wenn auch etwas wechselnde Resultate mit CARNOY-Fixierung, dem einzigen Mittel, das wirklich eindrang. Die freigelegte Drüse kann man auch mit FLEMMING's Gemisch, mit Sublimat-Eisessig, mit Formol konservieren. Je nach der Färbung, die man beabsichtigt, zieht man das eine oder andere vor. Bei freigelegten Drüsen hat das Schneiden keine nennenswerten Schwierigkeiten. Aber es kam mir vielfach darauf an, genau die Lage einer Drüse zu bestimmen oder sie bis zum letzten Rest zu erhalten. Dann mußten Schnitte durch das ganze Tier angefertigt werden. Das läßt sich immerhin noch leicht machen, wenn man frisch geschlüpfte Imagines schneidet, aber da die Drüsen sich ändern, mußte ich auch ausgefärbte Exemplare zu schneiden versuchen. Ich habe sehr viele Zeit darauf verwendet, solche Schnittserien fertigzustellen, aber ich weiß auch heute außer der etwas umständlichen Celloidinmethode kein Mittel, um Chitin einwandfrei zu schneiden. Trotzdem habe ich den größten Teil meiner Wespenköpfe in Paraffin von etwa 55° Schmelzpunkt eingebettet und so geschnitten. Allerdings sind die Schnitte 40 μ dick, aber da sie nur zu Zähl- und Vergleichszwecken dienen sollten, ist diese Dicke kaum lästig.

Als Färbung zeigte sich die Kombination von DELAFIELD's Hämatoxylin mit Eosin durchgängig brauchbar. Anstatt Eosin kann man auch Orange G nehmen, das etwas mehr das Chitin hervorhebt. Um Einzelheiten im Plasma herauszuheben, ist die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin-Färbung sehr geeignet. Einzelheiten im Kern zeigt die Safraninfärbung, mit BIONDI-Färbung erhielt ich sehr detailreiche Bilder. Weniger bewährten sich Methylgrün, Methylenblau, Thionin, Toluidin und die Karmin. Über die Farbreaktionen der Sekrete werde ich in der Einzeldarstellung berichten, eine Vorstufe vieler Sekrete färbt sich sehr kräftig mit DELAFIELD's Hämatoxylin.

Zuweilen empfiehlt es sich, die Schnittmethode mit dem Präparieren zu verbinden, indem man den Kopf des Tieres, das in starkem Alkohol gehärtet war, etwa halbiert (mit einem scharfen Rasiermesser) und dann die Schnittfläche eingehend untersucht. Auf

die Vorteile dieser Methode machte mich Herr Prof. HESSE aufmerksam.

In meiner Arbeit stelle ich nach einer kurzen geschichtlichen Übersicht zunächst die anatomischen Grundlagen eines Vergleichs zusammen, gebe dann eine Übersicht über die Biologie der behandelten Arten und suche endlich die Frage nach der Funktion ihrer Drüsen zu lösen.

Geschichtlicher Überblick.

Es ist wohl ebenso unmöglich wie unnötig, alle Stellen aus der ungeheuren Bienenliteratur, die sich auf Bienendrüsen beziehen, hier zusammenzutragen. Die Biene, das Haustier, wurde eben seit undenklichen Zeiten beobachtet und erzwang sich durch ihren Stachel und das Sekret ihrer Giftdrüse intensivste Beachtung. Aber erst das Mikroskop gab doch die Möglichkeit, genauer nachzuforschen, woher dies Gift stammt. SWAMMERDAM (1752) beschreibt in seiner Bibel der Natur, p. 184 die Giftblase und Drüse und bildet sie ab: „Das Röhrchen, in welchem das Gift zubereitet wird, scheint aus einem doppelten Wesen zu bestehen, davon das erste drüsig weißlich und nicht sehr stark, das andere häutig und wie ein durchsichtiges Fädchen ist.“ Auch RÉAUMUR (1740, p. 425) hat eine ähnliche Beschreibung und Figur. Diese Zeichnung dürfte öfter wiederzufinden sein. Einen Fortschritt bedeutet erst wieder LÉON DUFOUR (1841, p. 374f.), der am Giftapparat eine 2. Drüse entdeckt. Er hat sie freilich falsch lokalisiert. „Il existe, sur le trajet de l'oviducte, un appareil sécréteur particulier qui tantôt semble revêtir tous les traits propres à une glande sébifique et tantôt peut se rapporter à une glande sérifique, c'est à dire à un organe destiné à la sécrétion d'une matière soyeuse dont les femelles enveloppent plus ou moins leurs oeufs.“ Die Entscheidung hält er für schwierig. Bei der Hummel, wo er dieselbe Drüse eindeutig beschreibt, möchte er sie zu einer Seidendrüse machen. MECKEL (1846, p. 48) hat ein gutes Bild der Giftdrüse der Hornisse, aber bei Apis muß er fehlgegriffen haben. Das Lämpchen, von dem er schreibt, hat keiner nach ihm mehr gesehen. LEYDIG (1859, p. 56 ff.) korrigiert die Angaben seiner Vorgänger und erweitert sie ganz bedeutend, besonders durch histologische Einzelheiten. Er sieht schon die Schichtung in der sehr starken Intima und die Sekretionskanälchen, welche die Verbindung der Drüsenzellen mit dem Hauptausführkanal herstellen. In der

genannten Arbeit stellt er eine große Zahl Beobachtungen über die Drüsen, speziell auch die eigentlichen Hautdrüsen der Insekten zusammen. Es ist für unser Gebiet eine der grundlegenden Arbeiten. Spätere Untersucher beschäftigten sich vorzugsweise mit den Chitinteilen der Giftapparates und ihrer Homologisierung. Die Drüsen werden nur nebenbei erwähnt, so bei FENGER (1863, p. 139) und KRAEPELIN (1873, p. 289). FOREL (1878, p. 28) gibt bei Ameisen eine ausgezeichnete Beschreibung sowohl der Skeletteile als auch der Drüsen. Über die Funktion der von DUFOUR entdeckten Drüse wagt er keine Vermutung. Die späteren Bearbeiter der Chitinverhältnisse am Giftapparat übergehe ich (man vgl. dazu ZANDER, 1899, p. 284).

Nach Angabe von CARLET (1884, p. 1550) hatte PAUL BEET (1865, p. 771) aus seinen Experimenten bei *Xylocopa* geschlossen, daß das Gift sauer ist, „qu'il doit son acidité à un acide fixe et paraît contenir en outre une base organique“. CARLET (a. a. O.) greift diesen Gedanken auf und bringt ihn in Verbindung mit der Entdeckung einer 2. Drüse am Giftapparat durch DUFOUR. Er untersucht eine ganze Anzahl Hymenopteren: *Xylocopa*, *Chalicodoma*, Bienen, Hummeln, Wespen, Hornissen, *Polistes*. Ihr Gift „appliziert“ er (leider erfahren wir nicht wie?) auf Kaninchen, Frösche, Maikäfer, Rosenkäfer, die sich wenig empfindlich zeigten. Dann arbeitet er mit der Haus- und Fleischfliege, die sich außerordentlich empfindlich zeigen. Die Resultate seiner Versuche faßt er so zusammen:

a) Der Stich des Insekts selber hat bei der Fliege unmittelbar den Tod zur Folge. Die Fliege fällt „comme foudroyé.“

b) L'inoculation de quelconque des deux glandes n'amène pas la mort ou ne l'amène que longtemps après.

c) L'inoculation de l'une après l'autre amène la mort très peu de temps après la seconde. On peut inférer, que la vie cesse au moment du mélange.“

Aus diesen Versuchen schließt er, daß das Gift nur so wirkt, daß beide Flüssigkeiten zusammentreten. Da er das Sekret der einen Drüse sauer, das der von DUFOUR entdeckten schwach alkalisch findet, so hält er das eine für Ameisensäure, das andere für das eigentlich wirksame Alkaloid. In einer späteren Arbeit (1888 u. 1890, p. 1) findet er, daß Immen mit glattem Stachel keine alkalischen Drüsen haben und glaubt damit erklären zu können, daß diese ihre Beute nicht töten, sondern nur lähmen. BORDAS (1895, p. 291 ff.) wies sehr bald nach, daß dieser Spekulation die anatomischen Grund-

lagen fehlen. Die 56 Seiten umfassende Arbeit BORDAS' bespricht die beiden Drüsen bei allen Hymenopterenformen und weist nach, daß sie, ohne wesentliche Unterschiede im Bau zu zeigen, allen Immen zukommen. BORDAS findet die DUFOUR'schen Drüsen stark entwickelt bei jungen Andrenen und *Halictus*, ohne sich über die Deutung dieses Befundes irgendwie auszulassen. Später (1897) hat BORDAS noch einmal diesen Gegenstand dargestellt. Ich habe trotz vielen Bemühens das Buch nicht erhalten können, schließe aber aus dem Referat von HEYMONS (in: Zool. Ztrbl., 1900, p. 330), daß es keine wesentlichen Erweiterungen bringt. Bei den Experimenten, die er nach dem Vorbilde CARLET's angestellt hat, will er dieselben Erfolge gehabt haben. In den Hand- und Lehrbüchern der neueren Zeit werden die Ergebnisse CARLET's meist mit einem leisen Akzent des Zweifels mitgeteilt. Erwähnenswert sind besonders die chemisch-physiologischen Untersuchungen LANGER's über das Bienen-gift (1896, 1898, 1899, 1901), auf die wir noch zurückkommen.

Das Interesse an den „Speicheldrüsen“ hängt eng mit der Frage nach der Herkunft des Futterbreies zusammen. Es ist seit langem bekannt, daß die Bienen ihrer Brut eine ganz eigentümliche Nahrung reichen. In einer Königinzelle ist diese sehr leicht in größerer Menge zu erhalten. „Es ist kein Honig“, sagt die Bibel der Natur (SWAMMERDAM, 1752, p. 162), „womit die Biene ihre Brut füttert. Es ist besonderes Zeug, weißlich wie gemeines Eiweiß oder wie weiße in Wasser gekochte Stärke, beinahe unempfindlichen Geschmacks. Die Zeidler erzählen davon eine Menge Mährgen, die Verständigsten aber unter ihnen nennen das Zeug Speichelhonig.“ Man ist nach vielem Hin und Her heute etwa wieder auf dem Standpunkte des alten Naturforschers, wenn wir wenigstens das „mel salivarium sive eructatum“ etwas anders, wie er, deuten. Eine Drüse, die für einen solchen Speichel in Betracht kommen konnte, hatten SWAMMERDAM und RÉAUMUR (a. a. O.) nicht gesehen. Die ersten Speicheldrüsen bei der Biene sah RAMDOHR (1811) im Thorax, denen sich bald 2 im Kopf anschlossen, die MECKEL (1846, p. 28) Glandula sublingualis und supramaxillaris nennt. Die 2. von diesen ist es, welche bald für die Bereitung des Futtersaftes in Anspruch genommen wurde. Schon MECKEL hat ihre Histologie gegeben, die durch LEYDIG (1859, p. 63) und FISCHER (1871, p. 130) vervollständigt wurde. Zugleich hatten DÖNHOF (1854—58) und LEUCKART (1855) sowohl den Futterbrei als die genannten Drüsen eingehend untersucht und geschlossen, daß der Futterbrei, dessen saure Reaktion

sie kannten, von der sauer reagierenden Kopfspeicheldrüse, der Supramaxillaris MECKEL's, herrühre, wenigstens zu einem bedeutenden Teil. 1871 ging FISCHER (p. 204) noch weiter. Er schrieb, auf gute Gründe gestützt, jener Drüse allein die Erzeugung des Futterbreies zu. Besonders wies er darauf hin, daß nur die junge Arbeiterin, die Brutbiene, welche bekanntlich die Fütterung der Brut besorgt, diese Drüse im leistungsfähigen Zustande besitze. Auch LEUCKART hatte schon 1871 oder wohl schon früher die Futterbreierzeugung allein den Drüsen zugeschrieben und er veranlaßte deshalb seinen Schüler SCHIEMENZ die Frage womöglich zu entscheiden. SCHIEMENZ (1883, p. 71) untersuchte nun sowohl den Darmtraktus der Biene als auch die fraglichen Drüsen, und zwar nicht nur bei *Apis mellifica*, sondern auch bei einer Anzahl anderer Apiden. Er konnte zeigen, daß die anatomischen Verhältnisse des sogenannten Verschlufkopfes, der zwischen Honigblase und Chylusdarm eingeschaltet ist, ein Zurücktreten des Chylusdarminhaltes einfachhin unmöglich machen. Bezüglich der Drüsen, die er eingehend untersuchte, bestätigte er die Befunde FISCHER's und somit auch dessen Gesamtfolgerung, daß die Drüsen des Kopfes den Futtersaft liefern. Die für uns unmittelbar wichtigen Ergebnisse (p. 125) sind folgende:

„3. Der Futtersaft kommt nicht aus dem Chylusdarm, sondern ist das Sekret von Speicheldrüsen. Die vornehmste Beteiligung an seiner Produktion hat System I (FISCHER); doch können die andern Systeme nicht ohne weiteres ausgeschlossen werden.

4. Die Speicheldrüsen zeigen sowohl bezüglich der Arten als auch der Geschlechter große Abweichungen, und es steht sicher zu vermuten, daß ihre Funktion eine höchst mannigfache ist.

5. System III der Speicheldrüsen bildet sich innerhalb der Propria des 1. Teiles der larvalen Spinndrüsen. System II und V bilden sich vom System III oder vielmehr von dessen Ausführkanälen her. System I und IV sind vollständige Neubildungen und entstehen durch Einstülpung der Epidermis.“

Zu dem letzten Absatz ist zu bemerken, daß SCHIEMENZ auch die Entwicklungsgeschichte der Drüsen untersucht hat. Die Bezeichnung der Drüsensysteme mit römischen Ziffern hat SCHIEMENZ nach dem Vorgange von SIEBOLD (1872) durchgeführt. System I ist die Brutdrüse, System II ein Drüsensystem, das im Hinterkopf liegt und in den Ausführungsgang der Thoraxdrüse (Syst. III) mündet. System V liegt am Zungengrund, es kommt bei den Bienen nicht vor. Auf System IV, das im Kopf liegt und an der Mandibelbasis

mündet, bezieht sich noch das 7. Ergebnis: „WOLFF's Riechschleimdrüse ist keine solche, sondern eine Speicheldrüse.“ WOLFF (1876, p. 120) hatte dieses System entdeckt und beschrieben und auf Grund eigentümlicher Mißverständnisse es mit Sinnesorganen in Beziehung gebracht, die er für das eigentliche Geruchsorgan der Biene ansah.

Die Hauptfrage, ob der Futtersaft vom Chylusmagen oder von den Speicheldrüsen geliefert würde, hätte nach SCHIEMENZ Darlegungen als erledigt gelten können. Aber es erhob sich gegen ihn ein gefährlicher Gegner. SCHÖNFELD (1886 und später) berichtete, daß es ihm gelungen sei, den Chylusdarminhalt durch einen leichten Druck zum Zurücktreten in die Speiseröhre zu veranlassen. Es würde hier zu weit führen, das Für und Wider dieses Kampfes, der sich in den Imkerzeitschriften hinzog, im einzelnen zu erörtern. SCHIEMENZ selbst hat sich meines Wissens nicht mehr daran beteiligt. Sehr objektiv, vielleicht etwas zu zurückhaltend bespricht SNODGRASS (1910, p. 98) den Streit. Im selben Jahr erschien eine Arbeit von ZANDER's Schüler METZER (1910), in der SCHIEMENZ' Ergebnisse vollauf bestätigt werden. Außerdem scheiterten alle Versuche, die SCHÖNFELD'schen Experimente zu wiederholen. So ist für ZANDER (1911, p. 89) die Frage vollkommen erledigt. Auch v. BUTTEL-REEPEN (1915) schließt sich dieser Auffassung an. Aber sie ist nicht allgemein. Sowohl bei Spezialisten als in Lehrbüchern, natürlich erst recht in der eigentlichen Imkerliteratur ist SCHÖNFELD's Ansicht maßgebend.

Die Geschichte der übrigen Drüsen ist bald gegeben. BORDAS (1895) bespricht in seiner großen Arbeit die Speicheldrüsen aller Hymenopterengruppen und kann auch einige neue Systeme namhaft machen, deren kritische Besprechung eine Hauptaufgabe der folgenden Ausführungen bildet. Dann sind noch zwei Russen zu nennen, von denen der eine, NASSONOFF (1883), Drüsen am 6. Rücken-segment der Biene beschrieb, während der andere, KOSHEVNIKOV (1899), auf Drüsen aufmerksam machte, die an der Seite des Stachelapparates liegen, sowie auf mächtige Drüsenmassen an den Bauchsegmenten der Hornisse. Hierfür auch BORDAS (1907). Für die Wachsdrüsen der Biene, auf die hier nur nebenher eingegangen werden soll, sei auf die Arbeit von DREJLING (1906, p. 289) hingewiesen, sowie auf deren Ergänzung durch ARNHART (1906) und BRÜNNICH (1909). Die anderen Hymenopteren, besonders die Wespe, wurden vielfach im Zusammenhang mit der Biene besprochen. LEYDIG (1859, p. 66) beschrieb z. B. auch die Giftdrüse der Hornisse.

Besonders hervorzuheben sind die vielfachen Verdienste JANET's um die Biologie und Anatomie der Wespen. Wir werden mehrfach auf ihn zurückkommen, zumal auch wegen seiner systematischen Durcharbeitung der Ameisendrüsen (1898).

Es liegt in der Eigenart des Gegenstandes, daß der einzelne unmöglich die ganze Literatur, die in Bienenzeitschriften und Bienenbüchern versteckt liegt, überschauen kann. Dazu kam im letzten Jahre die Schwierigkeit des literarischen Verkehrs, sodaß mir manches Wertvolle entgangen sein mag. Für entsprechende Mitteilungen werde ich sehr dankbar sein.

Die konsequente Benennung der verschiedenen Drüsensysteme bietet einige Schwierigkeit. System I, II usw. sagt gar nichts. Diese Benennung ist seit SCHIEMENZ' Zeiten auch kaum recht gebraucht worden. BORDAS hat eine sehr natürliche Bezeichnungsweise. Er benennt die Drüse nach der Stelle, wo er sie antrifft. Supracerebral-, Thorakal-, Sublingualdrüse usw. Aber dieselbe Drüse kann bei verschiedenen Tieren eine verschiedene Lage haben. Auch in der Bezeichnung der Lage sind BORDAS manche Inkonsequenzen und Ungenauigkeiten unterlaufen, so daß man seine Namen nur mit Vorsicht gebrauchen darf. JANET (1898, p. 5) wendet sich nicht mit Unrecht gegen diese Bezeichnungsweise, er selber benennt die Drüsen nur nach ihren Mündungsstellen, d. h. nach der morphologischen Lage der Punkte, von denen aus sie gebildet werden. Das läßt sich vielleicht bei der Ameise durchführen, hat aber bei der Biene wieder Schwierigkeiten. Die Drüsen, die im Thorax liegen und welche den Spinndrüsen der Larven entsprechen, münden auf der Unterlippe und heißen danach bei JANET *glandes labiales*. Aber an genau derselben Stelle mündet bei *Bombus* das System V, das in der Zungenbasis liegt und ferner hörten wir schon, daß das im Hinterkopf gelegene System II vom Ausführgange der Thoraxdrüsen aus angelegt werde. Soll jetzt dieser ganze heterogene Komplex Labialdrüse heißen? Ich will das JANET'sche Prinzip im allgemeinen gelten lassen, möchte mir aber die Freiheit wahren, auch die einzelnen Abschnitte der Labialdrüse leicht verständlich bezeichnen zu dürfen. So rede ich von Pharynxdrüsen, Mandibeldrüsen nach JANET, aber auch von Thoraxdrüsen, Hinterkopfdrüsen, Zungendrüsen usw. Am richtigsten wäre wohl eine Bezeichnung der Drüsen nach ihrer Funktion, deshalb rede ich natürlich von Giftdrüse, Brutdrüse, aber wir sind noch nicht so weit, von allen Drüsen eindeutig die Funktion angeben zu können, und

außerdem ist es mißlich, daß die Funktion von einer Form zur anderen sich ändern kann.

Beschreibung der Drüsen.

1. Pharynxdrüse

= Brutdrüse = obere Kopfspeicheldrüse (LEUCKART, 1858), Supramaxillardrüse (MECKEL, 1846), System I (v. SIEBOLD, SCHIEMENZ), Glandes supracérébrales und sublinguales (BORDAS), Lateral pharyngeal glands (SNODGRASS), Paarige Schlunddrüse (ZANDER).

Da diese Drüse von SCHIEMENZ (1883, p. 85) sehr eingehend beschrieben wurde, kann ich mich mit einer kurzen Charakteristik und einigen Ergänzungen begnügen. Wenn man von der Stirn einer Bienenarbeiterin durch einen sehr flachen Schnitt die Chitindecke abträgt, hat man diese Drüse vor sich. In der Mitte liegt der Pharynx, von dem besonders der Boden, das stark chitinisierte Schlundblättchen, auffällt. Löst man dieses vom Ösophagus, so wird man es bei einiger Vorsicht herausreißen können und dürfte dann in den meisten Fällen die fraglichen Drüsen mit herausziehen. Bei den schematischen Zeichnungen habe ich immer nur die stärker chitinisierten Teile des Schlundblättchens und die anhängenden Drüsen gezeichnet (Fig. 3, 8, 11, 15 usw.).

Die Drüse besteht aus einem über 1 cm langen Chitinkanal, dem in großer Zahl Gruppen von Drüsenzellen aufsitzen, die ich mit den früheren Beschreibern Acini nennen will (vgl. DIERCKX, 1899, p. 69). Der Drüsenkanal ist ziemlich stark chinitisiert, aber ohne besondere Struktur, also wohl nicht homolog den Ausführgängen, die wir nachher meistens antreffen werden, sondern wohl nur von einer Chitineinfaltung des Pharynx abzuleiten, wie es der SCHIEMENZ'schen Entwicklungsreihe entspricht. Gerade die Bienenpharynxdrüse hat aber ihre Besonderheiten. Dahin gehört zunächst die Mündung, die auf dem Schlundblättchen (Fig. 8) liegt. Es ist ein kreisrundes Loch, das in ein eigentümliches Reservoir führt. Unter dem Schlundblättchen zieht sich der von starkem Chitin gebildete Hohlraum schräg gegen die Mitte des Schlundblättchens, um sich dann stark zu verengen und nach einer scharfen Knickung, die aus weicherem Chitin besteht, sich in den Ausführgang der Drüse fortzusetzen. An dieser Knickung reißt die Drüse öfters ab. Ich halte es für wahrscheinlich, daß an dieser Stelle ein automatischer Ver-

schluß der Drüse eingerichtet ist, der die Drüse beim Vorstrecken des Pharynx öffnet und beim Zurücktreten verschließt. Da der Pharynx auch beim Saugen zurückgezogen wird, ist damit auch die Gefahr vermieden, daß die Drüse bei jedem Saugakt ausgepumpt wird. Rätselhaft ist die Rolle, die das starrwandige Reservoir zu spielen hat, auffallend auch, daß die Intima des Ausführungskanals an der besprochenen Knickung eher verdickt erscheint. Das deutet freilich eher darauf hin, daß der freie Abfluß des Drüsensekretes unter allen Umständen gesichert werden soll. Aber wozu dann das starrwandige Reservoir?

Die Acini, welche dem Ausführungsgange aufsitzen, bestehen aus Gruppen von Drüsenzellen, deren jede durch ein feines Chitindröhrchen mit dem Hauptkanal in Verbindung tritt. Jede Zellengruppe und das Bündel ihrer Verbindungsdröhrchen sind durch eine Propria zusammengeschlossen. Bei *Bombus* steht jede Zelle mit ihrem Sekretionsdröhrchen für sich allein, und da SCHIEMENZ auch bei *Apis* solche Einzelzellen vorfand, so ist das Verhältnis bei der Biene nur als ein abgeleiteter Fall zu betrachten, der vielleicht einen wirksameren Schutz vor Verletzungen darstellt. Besonders das Anfangs- und das Endstück der Drüsen müssen gelegentlich starke Ortsveränderungen mitmachen. Man denke an die Bewegungen des Pharynx beim Saugen, der Kaumuskeln beim Beißen. Sehr schön zeigt SCHIEMENZ, wie die Belegzellen des Ausführkanals sich in die eigentlichen Drüsenzellen fortsetzen, diese also nur umgeänderte und herausgehobene Epithelzellen sind (a. a. O., tab. 5, fig. 8). Ebenda zeichnet er sehr richtig, wie das Kanälchen beim Eintritt in die eigentliche Zelle dünnwandig wird, was auch LEYDIG (a. a. O., p. 64) schon bemerkt hatte, und in einigen Spiralen die Zelle durchzieht. Da die Kalilauge, die er bei diesen Untersuchungen verwandt hat, wohl wenig geeignet ist, einwandfreie Aufschlüsse über die Plasma-verhältnisse in Drüsenzellen zu geben (vgl. DIERCKX, 1899, p. 66), so mögen hier einige Beobachtungen folgen, die ich an Schnitten machte. Das HEIDENHAIN-Bild (Fig. 5) zeigt einen Schrägschnitt durch den Acinus bei einer Brutbiene. Man sieht die feine Granulation des Kernes und eine schwache Vakuolenbildung. Den Verlauf der Kanälchen im Innern der Zellen kann man kaum erraten. Der BIONDI-Schnitt (Fig. 6) ist von einem etwas älteren Tier genommen. Er gibt nur ein Bruchstück aus einem Querschnitt durch die Wand eines Acinus. Der Kern, dessen Granulierung ziemlich fein geblieben ist, liegt eingeschnürt von den Windungen

des Sekretkanälchens, das 3 mal quer und 1 mal längs getroffen ist. Besonders bei den Querschnitten sieht man deutlich, daß das Lumen des zartwandigen Kanälchens nur durch zahlreiche Protoplasmafäden offengehalten wird, die sich in nichts von den Plasmasträngen unterscheiden, die sich durch die ganze Zelle hinziehen und dort vermutlich große Vakuolen umschließen. SCHIEMENZ, welcher hier Seitenkanäle suchte, aber nicht fand, hätte diese Fäden gewiß als solche Seitenkanäle angesprochen. Die Hummel wird uns sofort Gelegenheit geben, diese Frage weiter zu führen. Das Sekret dieser Drüse ist deutlich sauer und färbt sich mit Eosin ziemlich kräftig. Es ist bei meinen Präparaten, die mit CARNOY-Mischung fixiert waren, immer etwas geschrumpft, so daß es etwa nur die Hälfte des Kanallumens ausfüllt. Es zeigt sich in den Schnitten ganz homogen, übrigens, soweit ich sehe, eine Eigenschaft aller sauren Sekrete. Was hier gesagt wurde, bezieht sich nur auf die Pharynxdrüsen der Brutbienen. Ganz junge Tiere haben die einzelnen Acini noch nicht recht gefüllt, bei älteren Arbeiterinnen, den Trachtbienen, schrumpfen die Drüsen und füllen sich mit einer gelben Masse. Mikroskopische Schnittbilder zeigen dann nicht viel mehr. SCHIEMENZ hat bei derselben Drüse eine verschiedene Tinktionsfähigkeit verschiedener Acini oder auch verschiedener Zellen eines Acinus konstatiert. Ich erinnere mich nicht bei dieser Drüse, aber wohl bei Thoraxdrüsen eines ähnlichen Ergebnisses. Nun ist das Pikrokarmine freilich ein etwas launenhafter Farbstoff, aber es ist doch auch die Erklärung wahrscheinlich, daß die Drüsenzellen im verschiedenen Sekretionszustand sich gegen Färbemittel verschieden verhalten. An die Drüse tritt ein dichtes Tracheennetz heran. Die Zahl der Zellen in den Acini schwankt, zuweilen zähle ich auch 20 wie MECKEL (a. a. O.), aber sie geht auch auf 4 oder nach SCHIEMENZ auf 1 zurück.

Es wurde schon gesagt, daß diese Drüse bei der Königin und Drohne vollständig fehlt. Die Öffnungen der Behälter auf dem Schlundblättchen sind allerdings bei der Königin noch zuweilen erhalten, während sie SCHIEMENZ (p. 89) und auch wohl andere nie bei Drohnen fanden. Es mag deshalb von Interesse sein, daß ich sie an einem Exemplar einer Drohne (Fig. 4) sehr deutlich fand, und zwar nicht bloß die Öffnung, sondern auch eine Art kugeligen Reservoirs. Es sollte mich nicht überraschen, wenn auch gelegentlich noch Teile des Drüsenkanals beobachtet würden.

Bei *Bombus* ist das ganze System kürzer, aber dafür massiger

und vielleicht ebenso leistungsfähig, wie bei der Bienenarbeiterin. An der Mündung auf dem Schlundblättchen fehlt das Reservoir. Der Ausführgang selber ist stark chitinisiert; die Drüsenzellen stehen einzeln und haben gesondert mündende Sekretkanälchen. Für SCHIEMENZ (p. 90) ist hier die Umgebung des Sekretkanälchens innerhalb der Zelle deutlicher, LEYDIG (1859, p. 65) redet auch hier von einem blassen Glomerulus, dem angewundenem Sekretkanälchen. SCHIEMENZ sieht feinere Strichelchen, die dem zarteren Teil des Sekretkanälchens, soweit er in der Zelle liegt, das Aussehen einer Flaschenbürste verleihen. „Ob aber diese Strichelchen Form einer verdickten Membran sind, wie LEYDIG will (p. 39, Hautdrüsen von *Dytiscus*), oder feine Seitenästchen vorstellen, habe ich nicht entscheiden können. Indessen scheint mir das letztere der Fall zu sein, da ich an Objekten, wo sie besonders deutlich waren, keine die Strichelchen an ihren freien Enden verbindende Membran wahrnehmen konnte, ich ferner auch zuweilen Kanälchen sah, die durch Zerzupfen der Drüse stellenweise dieser Seitenstrichelchen beraubt waren.“ Es handelt sich hier um einen Drüsentyp, der uns immer wieder begegnen wird. Bei den Apiden ist er nicht immer gleich deutlich, ich habe die klarsten Bilder an der Mandibeldrüse der Hummel gewonnen (Fig. 47). Sehr ausgeprägt und genau untersucht ist er von GILSON (1889, p. 12) bei *Blaps* und von DIERCKX (1899 und 1901) bei Carabiden, Dytisciden und anderen Käfergruppen. GILSON hält diese Querstrichelung für stärkere Plasmafäden, DIERCKX (1899, p. 142) findet bei *Dytiscus* das keulenförmige Ende des Sekretkanälchens umgeben von einer kugelförmigen Blase, deren „Membrane limitante“ sich bei starker Vergrößerung in eine Punktreihe auflöst. An diese Punkte schließen sich nach innen die strahlenden Bälkchen, nach außen die Plasmastränge an. Er hält die „Membrane limitante“ für ein Netzwerk von Plasmafäden. Bevor ich von diesen Arbeiten Kenntnis genommen hatte, war es mir auf Grund meiner Schnittbilder klar, daß die Flaschenbürstenform bei den Bienen nur durch Plasmafäden, eventuell Sekretfäden, nicht durch Chitinkanäle, erst recht nicht durch Poren in einer verdickten Membran zu erklären wären. Die Grenzmembran (membrane limitante) von DIERCKX sehe ich wohl einigermaßen bei frischen Drüsen, kann sie aber bei den fixierten (CARNOY, Sublimat, Formol) wohl als scharfe Farbgrenze, aber nicht als Schnittlinie resp. Punktreihe wiederfinden. Die Farbgrenze kommt z. B. oft so zustande, daß auf den inneren Chitinkanal eine homogene, schwach eosinophile

Schicht folgt, um die sich in einem bestimmten, konstanten Abstand eine stark granuliert Masse anlagert, die sich stark mit Hämatoxylin (DELAFIELD oder HEIDENHAIN) färbt. Besonders bei HEIDENHAIN-Färbung an älteren Drüsen kommt aber auch der Fall vor, daß nur die Gegend des Sekretkanals in dem bestimmten Abstand Farbe annimmt resp. behält, während die übrige Zelle nur einige Plasmafäden zeigt. So liegt die Sache bei der Zelle der Fig. 7, die ein Kanälchen längs- und quergetroffen zeigt. Der Kern ist auch hier deformiert, als ob er beiden Partien des Kanälchens gerecht zu werden suche. Das Plasma zeigt starke Vakuolenbildung. Weder die Sekretkanälchen noch der große Drüsenkanal zeigen die spiralig angelegten Verstärkungsleisten. Es hängt das übrigens hier wie bei der Biene auch wohl mit der starken Beanspruchung auf Zugfestigkeit zusammen, für welche die Spiralbänder ja wertlos sind.

Für die Beurteilung der Funktion der Brutdrüse ist es von höchster Bedeutung, wie sich ihre Entwicklung bei den verschiedenen Geschlechtern gestaltet. Wenn die Theorie glatt stimmt, sollte sie bei den alten Weibchen (Hummelmüttern) und den Arbeitern etwa gleich ausgebildet, beim Männchen atrophiert sein. Die Sache liegt nicht ganz so einfach (Fig. 9, 10, 11, 12). Bei der Hummelmutter (Fig. 9) ist die Drüse sehr stark entwickelt. Verhältnismäßig ist sie bei den Arbeitern etwa gleichgroß. Aber bei den Männchen ist sie nicht so viel kleiner, wenn man auch hier die geringere Körpergröße in Betracht zieht (Fig. 10). Das Weibchen von *Psithyrus* (Fig. 11) hat eine stark reduzierte Drüse, aber das Männchen (Fig. 12) hat eine fast gleich große. Dabei sind die Drüsenkanäle recht kräftig chitinisiert, die Zellen allerdings viel weniger zahlreich. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Länge des Chitinkanals bei *Bombus* ♂, *Psithyrus* ♀ u. ♂ ein Minimum darstellt, das sich konstant erhält. Die Verhältnisse sind bei den anderen Hummel- und *Psithyrus*-Arten (*B. terrestris*, *silvestris*, *agrorum*, *hypnorum*, *lapidarius*, *Ps. campestris*, *vestalis*, *rupestris*) im wesentlichen dieselben. Die Länge des Drüsenkanales schwankt zwischen 10 und 15 mm. Die Lage der einzelnen Schleifen, die BORDAS (1895, p. 30) so genau beschreibt, wechselt etwas, je nachdem man es mit langköpfigen oder kurzköpfigen Arten zu tun hat.

Es ist das Verdienst von SCHIEMENZ, bei den anderen Apiden, den Solitären, eine vorbereitende Stufe zu der hochdifferenzierten Brutdrüse von *Apis* und *Bombus* (*Psithyrus*) aufgezeigt zu haben (a. a. O., p. 91 und tab. 5, fig. 10). Er findet, daß sich bei *Halictus*

(*Hylaeus*) „an der Stelle des Schlundblättchens, wo die tailenartige Verengung beginnt, eine äußere und innere Leiste erhebt. Beide sind gegeneinander gerichtet und bilden, indem sie sich teilweise überdecken, einen Kanal, der sich in eine das Schlundblättchen durchsetzende, nach hinten gerichtete starre blindgeschlossene Röhre fortsetzt.“ In diese münden die Sekretionskanälchen der Einzelzellen, ähnlich wie bei der Hummel. Die Männchen haben dieselben Drüsen, nur etwas schwächer entwickelt. Bei *Sphecodes* ist die Röhre kürzer, die Leisten auf dem Schlundblättchen bilden keinen geschlossenen Kanal. Die weitere Reihe, die SCHIEMENZ hier anschließt (*Anthidium*, *Colletes*, *Megachile*, *Coelioxys*, *Dasypoda*, *Osmia*, *Melecta*, *Andrena*, *Anthophora*) halte ich für künstlich, da er nur nach Andeutungen von Mulden sucht, auf die Drüsenausdehnung usw. aber gar keine Rücksicht nimmt. Z. B. hat *Anthidium* eine ganz gewaltige Ausdehnung der Drüse (Fig. 17). Die Folge ist, daß die Sekretionskanälchen, die hier alle gesondert direkt auf dem Schlundblättchen münden, ein größeres Mündungsfeld beanspruchen und sich auch auf der weicheren Haut, die die Seitenwand des Pharynx bilden, anlegen. Bei *Megachile ericetorum* beschränkt sich das Mündungsfeld durchaus nicht auf die Mulde. Ist das Schlundblättchen kurz, so ist das Mündungsfeld beschränkter z. B. bei *Osmia*, bei *Anthophora* ist das Schlundblättchen sehr lang, dementsprechend ist das Mündungsfeld der allerdings schwachen Drüse sehr ausgedehnt (Fig. 18 u. 16). Für die Beurteilung der Funktion dieser Drüse ist es wohl wichtiger, den Unterschied in Zellbau, Zellgröße (s. Tabelle 1) und den Dimensionen der Drüse im ganzen zu berücksichtigen. Hier bietet BORDAS ein reiches Material, das allerdings dadurch an Wert verliert, daß er nur oberflächlich die äußeren Umrisse sich angesehen hat und sich um die Ergebnisse früherer Untersucher gar nicht zu kümmern scheint. Obgleich er SCHIEMENZ kennt und bei der Besprechung der Hinterkopfdrüsen von *Osmia* (1895, p. 60) ihn kritisiert, nimmt er bei der ganzen Besprechung der Pharynxdrüsen nirgends Bezug auf SCHIEMENZ, seinen einzigen Vorgänger beim Studium der Solitären. So kann man ihn nur mit Vorsicht verwenden. Ich finde diese Drüse bei *Anthophora* (Fig. 16) nicht ganz so schwach wie SCHIEMENZ sie darstellt. Bei einem Weibchen von *Anthophora parietina* zähle ich jederseits etwa 30 Kanäle, bei einem Männchen von der allerdings stattlichen Form *fulvitaris* 65 Kanäle jederseits. SCHIEMENZ gibt nur 15 an. Er fand bei dieser Biene die „Flaschenbürste“ besonders ausgeprägt; in Schnitt-

bildern kann ich keinen Vorzug dieser Biene etwa vor Hummeln finden. Das Mündungsfeld erstreckt sich am Rande des Schlundblättchens weit hin. Auch bei *Eucera* und *Andrena* ist es ähnlich, aber die Drüsengruppe wird massiger. Dabei kommt es leicht vor, daß trotz der einheitlichen Struktur des Mündungsfeldes die Zellenmasse der Drüsen in 2 Teile zerfällt, von denen ein kleinerer weit nach vorn, der größere seitlich und nach hinten gerichtet ist (Fig. 14, 15, 18). Der Unterschied zwischen Männchen und Weibchen ist meist recht

Tabelle I.

Zellgröße der Pharynxdrüsen.

Gattung	Art	Größe d. Acinus in μ	Größe des Kernes
<i>Apis</i>	<i>mellif.</i> ♀	160	
		Größe der Zelle in μ	
	<i>mellif.</i> ♀	40	18
<i>Bombus</i>	<i>agrorum</i> ♂	60	35
	<i>pratorum</i> ♂	50	
	<i>terrestris</i> ♂	45	
	<i>terrestris</i> ♀	50	
<i>Anthophora</i>	<i>acervorum</i> ♂	70	20
<i>Andrena</i>	<i>fulva</i> ♀	90	40
	<i>praecox</i> ♂	45	
<i>Eucera</i>	<i>longic.</i> ♂	60	
<i>Halictus</i>	<i>quadric.</i> ♂	55	25
<i>Sphecodes</i>	<i>gibbus</i> ♂	50	
<i>Colletes</i>	<i>davies.</i> ♂	40	
<i>Osmia</i>	<i>cornuta</i> ♂	110	25
	<i>cornuta</i> ♀	50	
<i>Anthidium</i>	<i>manic.</i> ♂	50	
	<i>manic.</i> ♀	40	20
<i>Coelioxys</i>	<i>aurolimb</i> ♂	60	

bedeutend. Bei einem Männchen von *Andrena albicans* zählte ich in der hinteren Gruppe 40, in der vorderen 15 Zellen, während die Zahl bei den Weibchen in die Hunderte geht. Aber auch bei den Weibchen kommen in derselben Art und von Art zu Art sehr große Schwankungen vor, die sich durchaus nicht auf die relative Körpergröße zurückführen lassen. Z. B. war die Drüse bei einem *nigroaenea*-♀ kümmerlich, bei einem *flavipes*-♀ sehr groß, bei einem kleinen *gwynana*-♀ ebenfalls sehr groß, die vordere Partie etwa 0,3, die hintere 0,5 mm lang. Im Vergleich mit den Andrenen sind die Drüsen bei *Halictus* klein, bei *Osmia* (Fig. 18) und *Megachile* (Fig. 13) etwa gleichgroß, bei *Xylocopa* und *Anthidium* (Fig. 17) bedeutend

größer. Bei *Anthidium*-Männchen, die bekanntlich viel größer sind als die Weibchen, ist die Drüse viel schwächer entwickelt. Soweit ich sehe, münden bei ihnen auch alle Kanäle auf dem Schlundblättchen selbst. Die Schmarotzer haben diese Drüse in derselben Ausbildung wie die nahestehenden Formen, *Nomada* erinnert an *Andrena*, bei *Coelioxys aurolimbata* ♀ ist die großzellige Gruppe etwa 0,8 mm lang und 0,3 mm breit, über *Melecta* habe ich mir nichts notiert. SCHIEMENZ meint, es könnten vielleicht unter den Bienen, deren er nicht habhaft werden konnte, die eine oder andere sein, welche dieses System gar nicht mehr aufweist (p. 92). Diese Vermutung teile ich nicht wegen der Erfahrungen bei Sphegiden und den anderen Immen.

Es ist notwendig, sich über die Homologie der Brutdrüse Rechenschaft zu geben. Die bei *Apis* besprochene Drüse mündet auf dem Schlundblättchen, d. h. dem stark chitinierten Boden des Schlundes oder der Mundblase (PETERSEN, 1912, p. 124), d. h. also vorn im Mund, wenn man eben die Stelle als Mund bezeichnet, wo das schlauchförmige Verdauungsrohr beginnt. Die meist etwas stärker chitinierten Seitenränder des mehr oder weniger rechteckigen Schlundblättchens setzen sich in ein Paar Gräten fort, zwischen denen der trichterartige Eingang in den Ösophagus ausgespannt ist (Fig. 1 *ph*, 2 *ph*, 3 *oe*, 4). Bei allen Immen, die ich untersuchte, liegt vor dem Ursprung der Gräten auf dem Schlundblättchen ein Sinnesfeld (für Geschmack oder Getast) Fig. 3 *sf*, und vor diesem Sinnesfeld münden bei *Apis* und *Bombus* die Drüsenkanäle mit einer präzisen runden Öffnung, bei *Halictus* der Leistenkanal; aber ebenso liegt auch hier das Mündungsfeld, das Cribrum von *Andrena*, *Osmia* und den anderen Apiden, ebenso aber auch bei Sphegiden, Pompiliden, Chrysididen, Vespiden und wohl noch weiter. Freilich ist dies Mündungsfeld oft gedehnt, wie bei *Anthophora* (Fig. 16) und *Andrena* (Fig. 14), oder etwas von der Sinnesplatte abgerückt, wie bei den Vespiden (Fig. 22), aber das sind doch keine wesentlichen Abweichungen. Aber da BORDAS die Darlegung von SCHIEMENZ nicht beachtet oder nicht anerkennt, bespricht er diese Drüsen bei *Apis* und *Bombus* als supracerebrales, bei *Andrena*, *Halictus*, *Sphécodes*, *Osmia*, den Sphegiden usw. als sublinguales. Gegen den letzteren Namen hat sich bereits SNODGRASS mit Recht gewendet (1910, p. 91). Aber es fragt sich für uns, ob die beiden Drüsen nicht homolog sind. Das Eigentümliche an der Sache ist, daß BORDAS bei der Drohne und Bienenarbeiterin noch sublinguales und bei

Osmia, *Andrena*, *Halictus*, *Sphecodes*, *Cilissa*, *Chrysis*, *Nomada*, *Polistes*, *Pompilus*, *Mellinus*, *Ammophila*, *Philanthus* außer den sublinguales noch supracérébrales findet. Bei der Drohne (Fig. 4) ist der vordere zweizipflige Fortsatz des Schlundblättchens meist nicht so eben ausgestreckt, wie man ihn zeichnet, sondern heruntergeklappt. In dem so gebildeten Halbzylinder liegt eine Zellenmasse (*dr*), die ich nach den Schnittbildern gern als Drüse gelten ließe, wenn ich Ausführungsgänge sähe. Auch die Mündungen solcher Kanäle auf dem Schlundblättchen vermag ich nicht zu entdecken. Ich bin daher geneigt, diese sogenannten sublinguales als schwach vakuolisierten Fettkörper anzusehen. Bei den Arbeitern unterscheiden sich die an der betreffenden Stelle liegenden Zellen kaum von dem übrigen Epithel. Die sonstigen Beschreibungen und Abbildungen dieser Drüse gehen wohl auf BORDAS zurück. Wenn man wirklich an der Stelle noch Drüsen nachweist, würde ich sie mit der vorderen Gruppe der Pharynxdrüsen bei Andrenen in Zusammenhang bringen, aber solange ich die Ausführkanäle nicht gesehen habe, muß ich die Gleichsetzung mit den sublinguales beanstanden. Gewiß muß man noch an Drüsen mit innerer Sekretion denken, aber bei ihnen hört die Homologisierung nach unseren Grundsätzen auf. Sonderbar ist das Verhalten dieser Drüse bei Hummeln. BORDAS (p. 45) findet sie fast nur bei *Bombus agrorum*, wo er die Bündel der Ausführkanäle sieht, „qui vont s'ouvrir dans un espace circulaire situé de chaque côté et un peu en arrière de la bouche“. Die Lagebezeichnung „etwas hinter dem Munde“ mutet freilich eigentümlich an. Ich habe bei *B. agrorum* nichts gefunden.

Wie steht es aber mit den supracérébrales bei den Solitären? BORDAS findet sie bei den Osmien sehr schwach, eine kompakte Masse, darin ein Sammelgang, der 2 Windungen im Innern der Drüse beschreibt, dann unter dem Schlundblättchen verläuft und auf der Seite der Mundöffnung (orifice buccal) mündet. Das wäre eine kleine Kopie der Brutdrüse bei *Bombus*. Bei *Andrena pilipes* (p. 68) ähnlich. Große Ausdehnung der Drüse, die das ganze Hirn bedeckt; der Kanal beschreibt 4 Windungen, runde Öffnung auf der Seite des Mundes. Bei *Halictus* (p. 68) Verhältnisse wie bei *Osmia*, nur das Ende des Ausführkanals ist abweichend. Dieser „setzt sich fort in einer Röhre, die gebildet wird durch lokale Faltung der Seitenwände des Schlundblättchens und sich auf der Seite des Mundes öffnet“. Diese Mündung ist richtig beschrieben (SCHIEMENZ, tab. 5, fig. 10). *Sphecodes*, riesige Ausdehnung der Drüse bis hinter

die Ocellen, der Ausführungsgang 4—5 Windungen. *Nomada* ähnlich, aber nur 2 Windungen (p. 88). Man sieht, es sind überall kleine Nachbilder von *Bombus*, von dem er ausgegangen ist. Ich habe mir viel Mühe gegeben, diese Drüsen zu finden und damit viel Zeit verloren. Ich nahm an, daß es sich um Artunterschiede handeln könnte, aber es wäre zu sonderbar, wenn BORDAS' Arten stets die Drüse hätten, meine nicht. Ebenso sonderbar erschien es, daß SCHIEMENZ nie solche Drüsen gefunden hatte, und daß BORDAS nie auf den abweichenden Befund von SCHIEMENZ einging. Ich fand an der Stelle, die BORDAS angibt, Fettmassen, die natürlich nach Alter und Ernährungszustand des Tieres wechseln. Nun beschreibt BORDAS bei *Sphecodes* die betreffenden Drüsenzellen (p. 69). „Die Zellen sind miteinander verbunden und umschließen ein Protoplasma, das Vacuolen voll Fetttröpfchen enthält“ (pourvu de vacuoles remplies de gouttelettes adipeuses). Der Kern ist von ziemlich unregelmäßiger Gestalt, bald oval, bald viereckig, mit abgestumpften Ecken.“ Solche Zellen sehe ich auch, aber ich halte sie eben für Fettzellen. Also bleibt das Rätsel über den Ausführungsgang, den SCHIEMENZ nicht sah und den ich ebensowenig finden kann, obgleich ich in Präparaten und Schnitten danach sehr viel gesucht habe. Es bleibt mir nichts anderes übrig, als die ganze Drüsengruppe der supracérébrales zu streichen. Nur soviel ist BORDAS zuzugeben, daß diese Fettzellen sich zuweilen etwas stärker mit Hämatoxylin und Karmin färben, als anderes Fettgewebe. Ferner kann durch dichtere Stellen des Fettpolsters, die durch Ausfüllen der Spalten und Furchen der darunter liegenden Organe entstehen, vielleicht der Verlauf eines Kanals vorgetäuscht werden. Dann muß man sich auch daran erinnern, daß BORDAS besonders ausgiebig die Sphegiden studiert hat. Nun finde ich bei *Cerceris*, der einzigen, von der ich eine größere Anzahl gefangen habe, größere Schläuche als Aussackungen des Trichters, mit dem der Ösophagus an den Schlund ansetzt. Man darf sie wohl in Vergleich bringen zu den postpharyngealen Drüsen, die JANET bei Ameisen beschreibt (1893, p. 700; 1898, p. 1). Ein rechtes Drüsenepithel zeigen diese Schläuche bei *Cerceris* freilich nicht (Fig. 61), aber es fällt mir auf, wie eine starke Lage von Fettzellen sich dem Verlauf dieser Schläuche anschließen. Ich konnte mit den stärksten Objektiven nach HEIDENHAIN-Färbung keine Spur von Sekretionskanälchen finden, die etwa von diesen Zellen zum Lumen des Kanals führten. Aber BORDAS will solche gesehen haben, kurze, fadenförmige Stielchen. Unglücklicherweise paßt die Be-

schreibung des Kanals und seiner Mündung, die er bei *Mellinus* gibt, nach meiner Erfahrung für *Cerceris*, nicht dagegen, was er von *Cerceris* sagt (p. 155 f.). Ich glaube jedenfalls berechtigt zu sein, die supracérébrales von BORDAS als Homologe der Brudrüsen bei den Sozialen abzulehnen und vielmehr die von BORDAS sublinguales genannten Pharynxdrüsen als solche zu betrachten. Dann ist es ganz zweifellos, daß diese Pharynxdrüsen nicht bloß bei allen Apiden, sondern auch bei Sphegiden, Vespiden usw. vorkommen. Ich habe nicht Material genug, um eine Vergleichsreihe bei den Sphegiden aufzustellen. Aber die einzelnen Proben, die ich entnahm, sowie die Mitteilungen von BORDAS über die sublinguales zeigen, daß wohl ein Wechsel in der Masse der Drüse vorliegt, diese aber sonst gleich gebaut ist: Einzelzellen mit Einzelkanälen, die auf einem Cribrum vor dem Sinnesfeld münden. Bei *Cerceris ribyensis*-♀ mag man jederseits etwa 50 Kanäle zählen. Bei anderen Arten und Gattungen, die BORDAS beschreibt, dürfte die Ausbildung der Drüse etwas stärker sein. *Pompilus* schließt sich an die Wespen an (Fig. 21, 22). Auf Frontalschnitten, die diese Drüse treffen, macht sie sich bei Wespen durch ihre große Ausdehnung und kräftige Färbung sehr auffällig. Bei Wespenmännchen ist sie etwas kleiner, aber doch gut ausgebildet. Ebenso bleibt die Entwicklung bei den solitären Faltenwespen nicht hinter der bei Sozialen zurück (Fig. 22). Das Mündungsfeld, das bei *Cerceris* ganz auf die Seite des Schlundblättchens gerückt ist, springt bei den Wespen fast bis zur Mitte vor. Der innere Bau der Zellen bietet gegenüber *Bombus* wenig Bemerkenswertes. Bei *Osmia* fand ich außerhalb des Kernes und weitab von dem Sekretkanälchen eine Gruppe von Granulationen, die sich mit DELAFIELD's Hämatoxylin wie die Kerngranula färben. Es wird noch mehrfach von ähnlichen Bildungen die Rede sein. Dann gebe ich noch einen Schnitt durch eine solche Drüsenzelle bei einer Hornisse (Fig. 23), um das auffallend weite Sekretkanälchen zu zeigen, das hier durchaus keinen Hof hat. Auf den freien Abschnitten der Kanälchen findet man Belegzellen von geringen Ausmaßen, deren Kern sich dem Chitinröhrchen anschmiegt.

2. Labialdrüsen (JANET)

= Thoraxdrüse + Hinterkopfdüse + Zungendrüse usw.

2a. Thoraxdrüse

= Thoraxspeicheldrüse der älteren Forscher = System III (von SIEBOLD, SCHIEMENZ (p. 96)), Glandes saliv. thoraciques (BORDAS), saliv. glands of the thorax (SNODGRASS, p. 88).

Am Zungengrund mündet ein Drüsenkanal (Fig. 2 *sp*), stärker vergrößert bei BREITHAUPT (1886) und SNODGRASS (1910, fig. 16), welcher der Ausführgang mehrerer Drüsensysteme ist. Bei der Biene sind zwei an ihn angeschlossen, von denen das eine im Thorax, das andere im Hinterkopf liegt. Das System im Thorax ist allgemein bei den Hymenopteren verbreitet. Es entwickelt sich aus den Spinn- drüsen, dem einzigen Speicheldrüsensystem, das die Larve aufzu- weisen hat. Der Ausführkanal verläuft, wenn man ihn von seiner Mündung her verfolgt, durch das Mentum aufwärts, unter dem Unterschlundganglion her, wo die Mündungen der Hinterkopfdrüsen liegen, er teilt sich dann und geht in 2 Stämmen in den Thorax, wo er in ein kleines Reservoir tritt, das der Ursprung weiterer Auf- spaltungen ist. Die feineren Äste endigen schließlich in lange keulige Schläuche. Ich halte es für überflüssig, die genaue Verteilung und die geometrischen Umrisse der einzelnen Drüsenlappen, wie sie BORDAS für die einzelnen Formen gibt, hier zusammenzustellen. Aber es ist gut, sich über die Grundzüge der Verteilung eine Übersicht zu verschaffen. Die Thoraxdrüse muß den Raum ausnutzen, den Muskeln, Nervenknoten, Ösophagus und Tracheen ihr in der Brust- kapsel lassen. Das dominierende Element sind die großen Flügel- muskeln, von denen das äußere Paar von oben nach unten, das innere von vorn oben nach hinten mitten verläuft (Fig. 1, 2 *fl*) (vgl. SNOD- GRASS, fig. 27; ZANDER, fig. 58, 59). Diese lassen hauptsächlich folgende Räume frei: Einen basalen, sehr unregelmäßig umschriebenen Raum, in dem die Beinmuskeln und über diesen der Nervenstrang liegen, zwei Seitenkalotten, die zum Teil durch die kleinen Flügel- richtungsmuskeln beschlagnahmt werden, dann die ganze Kalotte des Prothorax. Von diesen Hohlräumen wird noch ein Teil fortgenommen durch die Speiseröhre und besonders durch zwei starke, weite Tracheen, welche die Verbindung zwischen dem Kopf und dem ersten Stigmenpaare herstellen (Fig. 1 *tr*; SNODGRASS, fig. 50; ZANDER, 1911, fig. 101). Besetzt werden von diesen Räumen immer zuerst der Keil, der sich längs des Ösophagus hinzieht, dann gleichzeitig die Räume zwischen den Vorderbeinmuskeln und im Prothorax an den genannten Tracheen hinauf. Bei starker Ausbildung wird auch die Umgebung

der Flügelbasis besetzt. Zur Übersicht sollen die Fig. 26 und 27 dienen. (Die Unschärfe des histologischen Bildes rührt her von der Dicke der Schnitte.) Es sind parallele Frontalschnitte durch den Thorax einer Wespe. Der erste Schnitt liegt am Anfang der senkrechten Flügelmuskeln, die rechts nur gestreift sind, der zweite etwas zurückliegend trifft das erste Brustganglion. In dem zweiten sieht man nur den Keil oberhalb des Nervenknötens von größeren Drüsenmassen besetzt, in dem ersten sieht man die Ausdehnung der Drüse im Prothorax und seitlich zur Flügelbasis hinauf. Ein Schnitt, der noch weiter vorn geführt wird, ist schließlich zum größten Teil mit der Drüse erfüllt, dabei reduziert sich allerdings sein Durchmesser auch sehr rasch. Die Bilder entsprechen nicht in allem den Verhältnissen bei der Honigbiene, aber sie zeigen doch den Grundplan. Bei *Apis* ist die Ausbildung der Drüse weit fortgeschritten. Wir haben hier ein richtiges Reservoir noch im Thorax liegen, das sonst bei dieser Drüse kaum vorkommt. Es ist bei allen drei Bienenwesen vorhanden und ungefähr gleichgroß, wie auch die ganze Drüse etwa den gleichen Umfang bei allen zeigt (SCHLEMMER, p. 98). Der ganze Ausführkanal dieser Drüse wie auch die Verzweigungen bis zu den Einzelschläuchen sind mit Chitinspiralen ausgekleidet, ähnlich wie die Tracheen. Diese Spiralen bekommen im Reservoir der Bienenarbeiterin eine unregelmäßige Gestalt dadurch, daß sie sich über vereinzelte Zellen hinwegziehen. Dadurch entstehen die zierlichen, sternförmigen Figuren, die vielfach beobachtet sind. Auf Schnitten (Fig. 28) findet man die Querschnitte dieser Zellen mit den darüber hinziehenden Leisten, zuweilen mit noch viel schärferen Zacken, wie ich sie dargestellt habe. Man sieht hier auch leicht den Grund dieser etwas auffallenden Bildung ein. Während an den Ausführungsgängen der Drüse (Fig. 24 oder etwa 35 unten) die Intima kräftig und die Propria zart ist, hat das Reservoir eine verhältnismäßig sehr starke Außenmembran (Fig. 28 p). Bei dem Kanal bestimmt die Intima die Form, einen Zylinder, der durch das Hinzutreten eines Pflasterepithels diesen Charakter nicht verliert. An dem Reservoir bildet die Propria die starre Blase, das Epithel wird ins Innere der Blase vorgeschoben. Da es keine geschlossene Zellenlage bildet, liegen die einzelnen Zellen in warzenartigen Auftreibungen der Intima, die durch die zerknickten Spiralen das sternförmige Aussehen erhält. Das Reservoir ist also durch Dehnung der Propria und Intima des Ausführkanals entstanden. Dabei ist der Zellbestand nicht vermehrt, aber die Propria stark verdickt worden. Da über

die histologische Beschaffenheit der Drüsenschläuche schon von den älteren Forschern, besonders LEYDIG (1859, p. 61) und nachher von SCHIEMENZ (p. 97, tab. 6, fig. 5) alles Nötige gesagt ist, so begnüge ich mich mit der Wiedergabe eines Längs- und Querschnittes durch einen Schlauch (Fig. 24). Von Sekretkanälchen ist hier nichts zu sehen. Die Schrumpfung resp. Zurückziehung des Plasmas vom Zentralkanal, von der SCHIEMENZ berichtet, ist hier bei der Sublimatfixierung nicht eingetreten. Die Kerne sind gleichmäßig rund und fein granuliert, an der Basis der Zellen liegt die stärker färbbare Granulaschicht. Der Querschnitt ist etwa dem Ende eines Acinus entnommen, der Längsschnitt ist, wie das regelmäßige Lumen des Kanals verrät, weiter zurückzuverlegen. Gegen Ende bietet dies Lumen das Bild eines schwachwandigen, im Zickzack sich windenden Schlauches. Oft sieht die Wand des Kanals wie zerknittert aus und an die Ecken dieser Zerknitterungen setzen sich die Plasmafäden an. Bei Frischpräparaten sieht man, daß das körnige Plasma die Tendenz zeigt, sich von dem Intimakanales zurückzuziehen und in dessen Nähe Vakuolen zurückzulassen. Ich halte das für die richtigere Deutung des SCHIEMENZ'schen Befundes. Es wäre wohl auch etwas sonderbar, wenn Drüsenzellen gegen den Ausführgang hin sich noch durch eine besonders ausgebildete Membran abschließen, nachdem sie selbst den Ausführgang gebildet haben. (Dies ist doch wenigstens sehr wahrscheinlich nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von SCHIEMENZ [p. 111].)

Die Honigbiene tritt durch Größe und Bau dieser Drüse keineswegs aus dem Kreise der anderen Apiden heraus. Die Schläuche der Drüse sind bei *Bombus* etwas kürzer und kolbiger. Das Reservoir ist auch hier vorhanden, aber von sehr wechselnder Größe, wie SCHIEMENZ im einzelnen zeigt. Ich glaube, daß ihm weder hier noch bei der Biene eine große Bedeutung beizumessen ist. Im Verhältnis zur Drüse ist seine Kapazität doch sehr gering. Wichtiger ist wohl die Ausdehnung der Drüsenmasse selber. Diese bespricht BORDAS sehr eingehend, besonders was die äußeren Umrisse betrifft.

Verhältnismäßig ist die Drüse wohl etwas kleiner, absolut meist größer als bei *Apis mellifica*. Bei Arbeitern und Männchen ist sie kleiner als bei den Hummelmüttern. Aber wenn man die Körpergröße in Betracht zieht, dürften die Unterschiede verschwinden. Genauer ist kaum zu sagen, man müßte schon durch Auswägen oder Auszählen der Zellen greifbare Angaben zu gewinnen suchen.

Nach BORDAS (p. 21) ergäbe sich etwa folgende absteigende Reihe für die Größe dieser Drüsen: *Bombus campestris* (wohl *Psithyrus camp.*), *Bombus terrestris*, *muscorum*, *hortorum*, *agrorum*, *pratorum*, *subterraneus*. Die Unterschiede bei BORDAS beziehen sich ferner darauf, ob mehr die mediane Partie der Drüsen, die sich am Ösophagus entlang zieht, oder mehr die Flügelpartien ausgebildet sind. Das histologische Bild weicht von dem bei der Biene nur unbedeutend ab; am Reservoir bleibt die Spirale erhalten und soweit ich sehe, ungebrochen.

Bei den anderen Apiden gibt SCHIEMENZ (p. 100) eine schöne Übersicht über den histologischen Bau. An *Apis* schließen sich an *Andrena*, *Halictus*, (*Sphex*?), *Osmia*, *Megachile*, *Anthidium*, *Coelioxys*, *Melecta* (Fig. 29, 30, 32). Es handelt sich um Schläuche mit gewundenem Innenkanal, der etwas weiter oder enger, mit Spiralen versehen oder glatt sein kann. Die Schläuche sind sehr schlank bei *Osmia*, kürzer bei *Andrena*, *Anthidium*, kurz gestaucht bei *Halictus*. Bei *Andrena* wechseln zweierlei Zellen miteinander ab (Fig. 30), von denen die einen die Dimensionen einer gewöhnlichen Epithelzelle etwa behalten haben, die anderen riesig ausgedehnt sind und fast das halbe Lumen des ganzen Drüsenschlauches besetzen. Der gleichfalls sehr weite Ausführgang muß deshalb große Windungen beschreiben, um die Riesenzellen zu umgehen. Bei Schnitten durch *Melecta*-Drüsen sehe ich den Kanal wieder zusammengesunken; dadurch werden die äußeren Bogen des Kanals zu Buchten oder kurzen Verzweigungen, wie sie SCHIEMENZ von *Melecta* und *Halictus* beschreibt (p. 101). Nach ihm heben sich bei *Halictus* die Zellen schon an der frischen Drüse bedeutend von dem Intimakanal ab. Ich habe hier in Schnitten nicht die Möglichkeit gehabt, Zellgrenzen zu sehen. Was man immer wieder sieht, ist ein stärker färbbares Plasma meist rund um und basalwärts von dem Kern. Im Raum zwischen Kern und Kanal findet man zuweilen ein ähnliches Plasma, meist geht dies ganz allmählich über in eine strukturlose oder schwachgranulierte Masse, die alle Zwischenräume zwischen den Zellsockeln und dem Intimakanal ausfüllt. Wir werden bei der Wespe etwas Ähnliches finden. Die kurzen *Halictus*-Schläuche bilden den Übergang zu den kugeligen Acini bei *Anthophora*. Es sind die Verhältnisse, die wir bei *Andrena* kennen lernten, auf eine Kugelform übertragen und ins Extrem gesteigert (SCHIEMENZ, tab. 6, fig. 10). Man sieht eine Anzahl platt gedrückter Zellen die Kugelwand auskleiden, aber eine erhebt sich, entwickelt sich sehr stark und füllt

den ganzen übriggelassenen Hohlraum aus. Ich habe HEIDENHAIN-Schnitte dieser Drüse hergestellt, die es mir wahrscheinlich machen, daß nicht ein Kanalsystem, sondern ein Lücken- oder Spaltsystem die Abfuhr des Sekretes besorgt. Somit ergäbe sich der Anschluß an die Verhältnisse bei *Halictus*. Das Bild kompliziert sich bei *Eucera* (Fig. 31) und *Xylocopa* (Fig. 33, 34). Ich habe von *Eucera* nur ein Exemplar und von *Xylocopa* nur ein Spiritusexemplar geschnitten, so daß ich noch nicht das letzte Wort über diese gesagt haben will. Jedenfalls sind hier verzweigte Ausführkanäle vorhanden, und diese verlaufen anscheinend intracellular. Die Zellgrenzen sind bei *Eucera* nicht so deutlich, wie sie gezeichnet sind, bei *Xylocopa* finde ich sie nicht. Rätselhaft ist mir die zentrale Zelle, wenn es eine solche ist, bei *Eucera*. Sie wäre dann außerordentlich stark ausgewalzt und mit ihr der Kern, der in all ihre feinen Verästelungen hineinginge. Ich neige deshalb mehr dazu, dies Gebilde als Spaltsystem zu betrachten, das mit dem Ausführkanal in Verbindung steht. Es gäbe dann bei *Eucera* keine zentrale Zelle. Aber bei *Xylocopa* (Fig. 33, 34) versagt diese Erklärung. Dort sehe ich fast in jeder Zelle den Ausführkanal oder vielmehr seine Verzweigungen. Aber das zentrale Gebilde zeigt wieder in seiner ganzen Ausdehnung hämateinophile Granulationen, nur in den Partien, die der Propria anliegen, etwas Cytoplasma. Andere Schnittbilder sind noch viel schwieriger zu deuten. Wenn man die eigentümliche Struktur des Protoplasmas der Wandzellen, dort wo sie an das Zentralgebilde stoßen, die parallelfädige Differenzierung, beachtet, möchte man es trotz allem als Sekretmasse ansprechen.

Die Thoraxdrüse bei *Colletes* ist ebenfalls kugelig (Fig. 25). Was SCHIEMENZ bespricht (p. 102, tab. 6, fig. 11), ist ein weit entwickeltes Stadium. Zunächst füllen die unter sich gleichartigen Drüsenzellen fast das ganze Lumen. Die punktierte Linie der Zellgrenzen ist eine Interpretation. Man sieht hier bei etwas weiter entwickelten Acini eine Schicht stark hämateinophiler Granula oder blasiger Massen, die sich scharf abhebt. Später ziehen sich die Kerne mehr an die Wand zurück, ein größerer Teil des Protoplasmas wird für die Sekretbildung verbraucht. Das Sekret erfüllt dann die Mitte der Kugel. Sein hämateinophiler Kern liegt nunmehr abgerundet im Zentrum und könnte einen Zellkern vortäuschen. Von *Colletes* ist nur ein kleiner Schritt zur Wespendrüse. Auf die Thorakaldrüsen der Sphegiden und Pompiliden will ich hier nicht näher eingehen. Sie sind bei *Cerceris* und *Pompilus* nicht sehr aus-

gedehnt, wenige kurze Schläuche, die etwa an die Bilder bei *Anthidium* und *Osmia* erinnern. Schnitte habe ich nicht angefertigt.

Bei *Vespa* sind die Acini mächtige Kugeln (Fig. 35—39). LEYDIG (1859, p. 66) hat an Kalilaugepräparaten dieser Drüse bei der Hornisse gesehen, daß die Kanäle, welche in die Acini eintreten, sich dendritisch aufteilen. BORDAS (1895, p. 96) bezieht diesen Befund auf *Vespa germanica* und weist ihn als irrtümlich zurück. Nach ihm besteht der Acinus aus wandständigen Zellen, die einen mit dem Ausführgang verbundenen Zentralraum einschließen. Untersucht man Schnitte durch diese Drüse bei einem jungen Tier (Fig. 39: Weibchen von *Vespa vulgaris*), das nahe vor dem Ausschlüpfen steht, so füllen die Zellen fast das ganze Innere des Acinus aus. Bei einem etwas älteren Exemplar, das noch nicht ausgefärbt ist (Fig. 38) finde ich den Hohlraum größer und in der Mitte einen stark hämateinophilen Sekretklumpen, der in diesen Drüsen immer wiederkehrt. Er ist hier von einer zunächst sehr großblasigen, dann gleichmäßig granulierten Sekretmasse umgeben. Sehr ähnlich ist Fig. 37, die eine Drüsenzelle bei einem überwinterten ♀ darstellt. Aber hier treten deutlich Querschnitte von feinen Röhrchen auf, die halb im Bereich der Zellen, halb in der Sekretmasse zu liegen scheinen. Fig. 35, die aus derselben Drüse stammt und Fig. 36 von einer Hornisse geben dann das gewöhnlichste Bild der tätigen Drüse. In solchen Acini sind die Zellgrenzen schwer zu entdecken. Die Kontur, die ich in der Fig. 35 hervorgehoben habe, schließt das basalgelegene mehr homogene Plasma ab gegen die stärker granulいたe Schicht. Ob diese Kontur aber mit der Zellgrenze zusammenfällt, erscheint deshalb zweifelhaft, weil dann der Kern aus der Zelle herauszufallen droht. Sehr schön hebt sich bei der Fig. 36, die einen HEIDENHAIN-Schnitt bei der Hornisse wiedergibt, im basalen Teil der Zellen eine parallelfädige Differenzierung des Protoplasmas heraus. Diese Stelle ist hier eosinophil. Solche basale Strukturen im Protoplasma der Drüsenzellen, auf die oben schon mehrfach hingewiesen wurde, haben jedenfalls Beziehungen zu deren Stoffaufnahme aus dem die Drüsen umspülenden Blut. Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Strukturen, die an der „Flaschenbürste“ beteiligt sind, ist nicht zu verkennen. Die Ähnlichkeit zwischen Aufnahme- und Abgabestelle wird sich bei anderen Drüsen noch stärker zeigen. Bei Wirbeltieren sind ja solche Basalfilamente gut bekannt (vgl. STÖHR'S

Lehrbuch, fig. 32, von der Submaxillaris von *Cavia*) und werden ähnlich gedeutet.

Dieselbe Fig. 36 bietet zugleich ein Bild des stärksten Zerfalls oder um es vorsichtiger auszudrücken, der größten Veränderung des Protoplasmas, das sich zum größten Teil in wabige Massen auflöst und sich gegen den Sekretraum nur sehr schwer abgrenzen läßt. Was BORDAS (p. 96) beschreibt, bezieht sich wohl auf ein junges Tier, bei dem ich die den Hohlraum auskleidende zarte Intima ja auch sehe. Und dieser Hohlraum scheint sich unmittelbar in das Lumen des Ausführungsganges fortzusetzen, so daß meine Fig. 35 etwa das gewöhnliche Bild wiedergibt, das man bei unbefangener Betrachtung gewinnt, das eben auch BORDAS gesehen hat. Es kann aber auch nicht immer richtig sein, denn Fig. 37 zeigt eine Anzahl Querschnitte von Kanälen, die etwa auf der Grenze zwischen den Zellen und dem Sekretraum verlaufen, und bei der Hornisse sehe ich deutlich die Verzweigung des Ausführkanals und treffe öfter Quer- und Längsschnitte durch seine dünnwandigen Zweige. Also hat LEYDIG bezüglich dieser Kanalverhältnisse richtig gesehen.

Der Sekretklumpen in der Mitte des Acinus (Fig. 36 *se*) ist nicht leicht zu deuten. Obgleich er am weitesten entfernt von den erzeugenden Zellen liegt, kann man ihn nicht als fertiges abflußbereites Sekret betrachten. Solches ist viel weniger dicht und nimmt kaum Farbe an, während der Zentralbrocken sich stark mit Hämatoxylin und Karmin färbt. Vielleicht deutet man ihn am besten als Reservesekret. Dafür spricht der wechselnde Gehalt verschiedener Acini an dieser Zentralmasse. Man könnte sich vorstellen, daß bei starker Inanspruchnahme der Zellen ein mehr wässriges Sekret geliefert würde, das den zentralen Block einschmilzt.

Die Intima der Ausführungsgänge erhält beim Verlassen des Acinus eine Spiralverstärkung. Die Kerne ihres Epithels folgen sich in kurzen Abständen. Bald vereinigen sich die Kanäle zu größeren Gängen und erhalten nach und nach ein eng geschlossenes Pflasterepithel. Aber außerdem liegen noch ziemlich große Zellen um die Kanäle herum (Fig. 35 unten) welche sich durch ihre Ausdehnung und Sekretkanäle als Drüsen charakterisieren. Es ist das ein weiteres System, das den Labialdrüsen unterzuordnen ist. Sie münden mit ihren kurzen Sekretkanälchen direkt in den weiten Ausführungsgang, sind also nicht einfach als einzellige Acini neben die vorher besprochenen mehrzelligen zu setzen, obgleich sie letzten

Endes von demselben Epithel abzuleiten sind. Die parallelstreifige Struktur der Pflasterepithelzellen ist der Beachtung wert.

Bei Beginn meiner Arbeit schwebte mir der Plan vor, der Frage nach der Funktion der Drüsen mit einer exakten statistischen Methode zu Leibe zu rücken. Kein Objekt schien dazu geeigneter, wie die Wespe, wo man alte Weibchen, junge Weibchen und Männchen und Arbeiter verschiedenen Alters aus demselben Nest haben konnte. Dabei gestatteten die präzisen Kugeln der Thoraxdrüsen ein leichtes Zählen. Zunächst versuchte ich die Drüsen aus dem Tiere herauszupräparieren und nach Färbung mit Pikrokarmine auszuzählen. Aber es gab Verluste wegen der vereinzelt zwischen den kleinen Muskeln versteckten Acini. Also zerlegte ich eine Anzahl Thoraces in dicke Schnitte von etwa $40\ \mu$ und zählte dann diese Schnittserien durch. Angeschnittene Acini wurden nur gezählt, wenn sie den Sekretbrocken in der Mitte voll enthielten. Mit Hilfe des Netzmikrometers ließ sich die Arbeit ziemlich exakt durchführen, so daß die Fehler nicht über 2—3 % betragen dürften. Die Ergebnisse siehe in Tabelle II.

Tabelle II.

Entwicklung der Thoraxdrüsen *Vespa*.

Vespa- Art	Zahl der Acini		Zahl der Zellen pro Acinus		Bemerkungen
	bei Präpa- ration	n. Schnitt- serie	im Durch- schnitt	im Extrem	
<i>crabro</i> ♀	13563		50	69—35	
* <i>vulgaris</i>	4454				Verluste bemerkt.
"	5525				
"	6632				
"	2692		24	29—19	ca. 500 verloren.
"	2790		17	15—20	
"		7964	$16\frac{2}{3}$	10—22	
"		8656	15	12—21	Noch nicht geschlüpft.
"		7300	10	9—10	Gef. 7./4.
"		3350	8	8—9	
"		6100	?	?	Kerne fast unsichtbar. Ältere Arbeiterin!
"		3400	$10\frac{1}{2}$	8—12	
"		4015			
"		3125	8	5—12	
<i>german.</i>	3511		18	16—20	
"		5170	14	12—16	
"		5330	13	9—14	

Die Tiere, die aus demselben Nest (Godesberg, Oktober) stammen, sind mit einem * bezeichnet. Zum Vergleich sei beigelegt, daß ein *Anthophora*-♂ 1540 Acini aufwies mit durchschnittlich $5\frac{1}{2}$ Zellen im Acinus. Das Ergebnis war in etwa vorauszusehen. ♂♂ und ♀♀ haben im allgemeinen eine konstante Acinizahl und zwar die ♀♀ doppelt so viel wie die ♂♂, die ♂♂ aber haben die ungleichmäßigsten Ernährungsverhältnisse je nach der Witterung, und so kommen sie bald den ♀♀ gleich, bleiben aber gelegentlich gar hinter den ♂♂ zurück. Ich habe diese zeitraubende Methode, die auf Bienen gar nicht anwendbar ist, nicht weiter durchgeführt.

Diese Drüse ist etwas schwächer bei *Polistes*. Bei *Eumenes* soll sie nach BORDAS (p. 111) sehr stark sein, bei *Odynerus* (ich kenne

Tabelle III.
Entwicklung der Thoraxdrüsen.

Gattung	Art	Datum	Stufe	Bemerkungen
<i>Apis</i>	<i>mell.</i> ♂, ♀		1—2	♂ etwas schwächer.
<i>Bombus</i>	<i>agror</i> etc. ♂, ♀		1—2	s. im Text.
<i>Anthophora</i>	<i>acervor.</i> ♂, ♀	30./5.	2	
	<i>parietina</i> ♂, ♀	1./7.	2—3	kugel. Acini.
<i>Eucera</i>	<i>longicornis</i> ♂, ♀	Juni	1—2	
<i>Xylocopa</i>	<i>violacea</i> ♂, ♀	?	1	
<i>Andrena</i>	<i>albicans</i> ♂, ♀	10./4.	4—5	
	<i>carbonar.</i> ♂, ♀	5./5., 1./7.	2—3	
	<i>clarkella</i> ♂, ♀	8./5.	2—3	
	<i>flavipes</i> ♂, ♀	8./5.	3	
	<i>fulva</i> ♂, ♀	12./3.	3—4	
	<i>nitida</i> ♂, ♀	12./4.	4	
	<i>parvula</i> ♂, ♀	7./4.	2—3	
	<i>4 cinctus</i> ♂, ♀	4./8.	3—4	
<i>Halictus</i>	<i>gibbus</i> ♂, ♀	8./4.	2—3	
<i>Sphecodes</i>	<i>davies</i> ♂, ♀	8./4.	2—3	stylopisiert.
<i>Colletes</i>	<i>ericet.</i> ♂, ♀	30./5.	2—3	
<i>Megachile</i>	<i>cornuta</i> ♂, ♀	12./3.	4	stylopisiert.
<i>Osmia</i>	<i>manicat.</i> ♂, ♀		3—4	fetthaltig.
<i>Anthidium</i>	<i>armata</i> ♂, ♀		3—4	
<i>Meleca</i>	<i>arv.</i> ♂, ♀		3—4	
<i>Mellinus</i>	<i>viat.</i> ♂, ♀		5	
<i>Pompilus</i>	<i>crabro</i> etc. ♂, ♀		4—5	
<i>Vespa</i>	<i>gall.</i> ♂, ♀		1	
<i>Polistes</i>	<i>spinipes</i> ♂, ♀		1	kugel. Acini.
<i>Hoplomerus</i>			2—3	

sie von *Hoplomerus*) ziemlich schwach. Ich möchte bei *Hoplomerus spinipes*-♀ die Anzahl der Acini auf etwa 900 veranschlagen, was im Verhältnis zu der Größe des Tieres doch eine sehr bedeutende Drüse darstellt. Auch hier sind, wie bei *Vespa*, die Ausführungsgänge sehr weit und stellen ein Reservoir dar, das leistungsfähiger sein dürfte, als das lokal begrenzte Reservoir der Biene.

Es erübrigt noch, die Größenverhältnisse der Drüse bei den Immen zusammenzustellen. Die Thoraxdrüse bei *Osmia* (Fig. 32) zeigt beispielsweise ein ähnliches histologisches Bild wie bei *Andrena* (Fig. 30), aber *Osmia* hat nur wenige lange Schläuche, während *Andrena* dichte Lagen haben. Von den Dimensionen der Drüse sagt SCHIEMENZ nichts, BORDAS vieles, aber in zu unbestimmten Ausdrücken. Z. B. sagt er genau, ob die Drüse ein oder mehrere Seitenlappen entsendet, wo diese enden usw., aber nicht wie dick sie sind. Ich glaube am besten eine Übersicht möglich zu machen, indem ich die relative Größe der Drüse (im Verhältnis zum Thorax) durch eine Zahl ausdrücke, so daß 1 einer stark entwickelten Drüse (*Vespa*), 3 einer mäßig entwickelten (*Anthophora*) und 5 einer sehr schwach entwickelten (*Mellinus*) entspräche (Tabelle III).

2b. Hinterkopfdrüsen.

= Sublingualis (MECKEL, 1846, p. 29) = System II (v. SIEBOLD, SCHIEMENZ, p. 93) = Gl. postcérébrales (BORDAS) = sal. glands of the head (SNODGRASS, 1910, p. 87).

Dies System ist von den alten Insektenanatomern viel beschrieben worden (vgl. SCHIEMENZ, p. 93). Von den beiden Reservoiren der Thoraxdrüsen der Biene, die auf den Seiten des Ösophagus liegen, geht je ein durch ein kräftiges Spiralband versteifter Ausführungsgang durch das Hinterhauptsloch in die Kopfkapsel, vereinigt sich dort sofort mit seinem Partner zu einem etwas erweiterten Gang, der unter dem Gehirn weiter zieht. Hier treten von der Seite 2 nicht viel engere Kanäle an ihn heran und münden etwa in gleicher Höhe. Es sind die Ausführungsgänge der Hinterkopfdrüsen (Fig. 1). Verfolgt man sie, so sieht man sie sich bald erweitern und in ein traubenförmiges Drüsensystem sich aufspalten, das wegen der charakteristischen Form seines Aufbaues und seiner Acini sich leicht bemerklich macht und deshalb auch wohl den alten Zergliederern der Bienen besonders auffiel. Um es wiederzugeben, könnte man das Habitusbild von *Chondrus crispus* aus einem Lehrbuch der Botanik hierher-

setzen. Die histologischen Einzelheiten gibt schon LEYDIG (1859, p. 62) einigermaßen, SCHIEMENZ (p. 93) berichtigt und ergänzt ihn. Die Acini sind ziemlich weite Säckchen mit kräftiger Propria und etwas isoliert stehenden (Fig. 41) einförmigen Zellen. Das Bild stammt von *Bombus*, wo die Drüse etwas stärker entwickelt ist, als bei der Biene. Die Intima ist oft stark gefaltet, was LEYDIG dazu verführte, sie als durchlöchert zu bezeichnen. Das Plasma ist sehr gleichartig. Meistens finde ich den Kern etwas geschrumpft, also freiliegend, und zuweilen bei *Bombus* eine Neigung zur Vakuolenbildung in der basalen Schicht. Charakteristisch für diese Drüse ist ihr Fettgehalt, den LEYDIG schon erwähnt. Das Sekret ist selbst stark fetthaltig und färbt sich intensiv mit Sudan III und Osmiumsäure. Untersucht man es in frischem Zustande (♀ *Bombus agrorum*), so findet man eine stark lichtbrechende feinste Emulsion, die nur wenige dickere Fetttröpfchen enthält. Auch in diesen Zellen ist die fädige Anordnung des Protoplasmas in der Richtung des Flüssigkeitsstromes zu beobachten (Fig. 41). Bei der Bienenkönigin ist die Drüse ähnlich ausgebildet wie bei der Arbeiterin.

Bei der Drohne ist die Hinterkopfdrüse wesentlich verändert. Man findet an der betreffenden Stelle einen Haufen unregelmäßiger Fettzellen und in der Mitte einen schwachen Intimaschlauch. Auf Schnitten finde ich typische Fettzellen, die anscheinend mit der Intima gar nichts zu tun haben. Aber da SCHIEMENZ die Propria sie mitumschließen sah und gelegentlich auch wenig veränderte Drüsenzellen unter ihnen entdeckte (p. 95), so müssen wir diese Fettzellen als verfettete Drüsenzellen auffassen. Natürlich ist diese Drüse eine Rückbildung, nicht eine Vorstufe, wie v. SIEBOLD (1872, p. 288) meinte.

Es liegen bei der Drohne in dem kleinen Dreieck zwischen Stirn- und Fasettenaugen einige Fettzellen, aus denen BORDAS (p. 57) eine besondere Drüse konstruiert Gl. postocellaires, deren Ausführungsgang von oben her ins „vordere Ende des Ösophagus“ münden soll. Von einem solchen Gange ist hier, wie schon SNODGRASS bemerkt (1910, p. 87), keine Rede. Es handelt sich um Fettzellen, die auf Schnitten genau so aussehen, wie die der Hinterkopfdrüsen. SNODGRASS denkt an einen Zusammenhang mit diesen. Vielleicht ist es eins von den vielen Fettzellennestern, wie man sie überall findet. Freilich liegt damit immer noch ein Problem vor, warum es sich so regelmäßig hier an der Stirn bildet. Aber die Gruppe scheidet damit aus meinen Untersuchungen über die Hautdrüsen aus.

Bei den Hummeln ist dieses System auch sehr stark ausgebildet, besonders bei den ♂♂. Es mag bei ihnen, wenn sie schwache Mandibelmuskeln haben, bis zu $\frac{2}{3}$ der ganzen Kopflöhle einnehmen. Es ist dann nicht bloß der ganze Raum hinter dem Hirn besetzt, sondern auch der zwischen Mandibeln und Augen und seitlich vom Schlund. Die Acini sind etwas größer als bei der Biene, sonst gleich (Fig. 41). Beim ♂ sind die Zellen nicht verfettet, wie bei der Drohne. Bei der Arbeiterin ist diese Drüse am kleinsten. Die beiden *Psithyrus*-Geschlechter haben diese Drüse ebenso entwickelt wie *Bombus*, die ♂♂ am stärksten (Fig. 40). Wen BORDAS (p. 53) mit den Neutra bei *Psithyrus* meint, ist sein Geheimnis. Daß er die Drüse bei *Bombus* mäßig entwickelt findet, rührt daher, daß er keine überwinterten Hummelmütter untersucht hat. Ein *B. hypnorum*-♀, dem er eine rudimentäre Drüse zuschreibt, hatte bei mir eine riesig entwickelte Drüse. Es war am 1. April gefangen. Bei *B. agrorum*-♀ ist die Drüse nach BORDAS kaum angedeutet. Ich finde sie in einem Exemplar vom 2. August auch ziemlich klein, in einem Tier, das am 7. März gefangen wurde, normal groß. Es kommen also große individuelle Schwankungen vor, und Jahreszeit und Ernährung scheinen einen großen Einfluß gerade auf diese Drüse auszuüben.

Es mag einem auffallen, daß BORDAS diese Drüse bei den Hummelmännchen nicht gesehen hat, obgleich er diese doch untersuchte und von SCHIEMENZ auf diese Drüse hingewiesen wurde. Sie ist ihm auch nicht entgangen, sondern taucht etwas später als glande latéropharyngienne wieder auf (p. 35). Diese ist auffallenderweise bei den Männchen außerordentlich stark. „Ce massif est situé entre le rebord antérieur du cerveau et la base de la mandibule, de chaque côté des parois externes de la partie antérieure du pharynx.“ Er nennt sie selbst sehr ähnlich den postcérébrales (p. 36) und beschreibt deren Ausführungsgang. Es handelt sich um einen vorspringenden Ableger der Hinterkopfdrüsen. Von einer Mündung dieses Kanals in den Schlund etwas hinter der Mündung der Brustdrüse hat außer BORDAS noch niemand etwas gesehen. Aber Mündungen sind nicht immer leicht zu konstatieren und bilden auch den wunden Punkt bei den neugeschaffenen Drüsen von BORDAS.

Die Sammelkanäle der Hinterkopfdrüsen münden in den Thoraxdrüsengang genau an der Stelle, wo die beiden Arme dieser Drüse sich vereinigen (Fig. 1 u. 2; SCHIEMENZ, tab. 6, fig. 7a u. b). Da alle Gänge sich hier etwas erweitern, gibt das eine sehr charakteristische fünfeckige Figur, die in meinen Präparaten übrigens immer

eine gewisse Ähnlichkeit zeigt mit der etwas darüber liegenden Stelle des Ösophagus, wo dieser über den chitinigen Querbalken des Tentoriums hinwegzieht. BORDAS hat *Bombus* zunächst untersucht; und so erkläre ich mir die ganz unglückliche Auffassung, die er von der Mündung der Thoraxdrüsen gewonnen hat. So erklärt er bei dem ersten Objekt (*Bomb. muscorum* u. *pomorum*, p. 21): „Ensuite les deux conduits s'unissent en un tronc unique, très court, qui va s'ouvrir un peu en arrière du pharynx. C'est au point de fusion des deux canaux que viennent déboucher également les conduits excréteurs des glandes postcérébrales.“ Und diese Darstellung wiederholt sich durch sein ganzes Buch hin bei allen besprochenen Formen mit einer kleinen Variabilität des Ausdrucks. JANET (1911, p. 18, 19) hat, wie ich nachträglich fand, alle diese Stellen zusammengestellt und auf Grund weniger Stichproben schon seine Zweifel geäußert. Natürlich mündet dieser Kanal nicht in den Ösophagus hinten im Kopf, sondern vorn an der Zungenwurzel (Fig. 2 oder besser schematisch ZANDER, 1911, fig. 90).

SCHIEMENZ hat die Hinterkopfdrüsen noch bei *Megachile* und *Coelioxys* als ziemlich großen Sack gefunden (tab. 6, fig. 3 bei SCHIEMENZ), nicht aber bei anderen Bienen. BORDAS findet sie noch bei einer ganzen Anzahl Immen. Bei *Osmia* finde ich zuweilen auch ein ganz verkümmertes Drüschchen, wie es BORDAS beschreibt (p. 59). Aber bei *Andrena* (BORDAS, p. 66) habe ich keine Mündungen am großen Thoraxdrüsengang gesehen, BORDAS wohl auch nicht, weil er dann seinen richtigen Verlauf erkannt hätte. Bei *Sphecodes*, bei denen ich auch nichts sehe, sind die Drüsenlagen in Verbindung mit denen seiner supracérébrales, die ich schon als Fettkörper bezeichnet habe. Interessant erscheint mir die Beschreibung bei *Halictus* (p. 66): „Deux petits diverticules creux de chaque côté du pharynx sans structure glandulaire apparente pourvus de parois diaphanes.“ Wenn hier Pharynx ein Druckfehler ist (die anderen postcérébrales mündeten ja in den Ösophagus), so könnte man an die *Corpora alata* oder *incerta* denken, die zu beiden Seiten des Ösophagus liegen (Fig. 1 all vgl. JANET, 1899). Damit sind die postcerebrales in BORDAS'schem Sinne erledigt. Bei *Nomada* hat er auch nur Spuren gefunden, und bei Sphegididen, Pompiliden, Vespiden spricht er nicht mehr davon. Ich möchte vermuten, daß sie noch bei einigen Bienen, die *Osmia* nahe stehen, zu entdecken wären. Aber ich glaube, daß sie eventuell in etwas anderer Form bei allen Bienen zu finden sind.

SCHIEMENZ (p. 100) hat schon darauf aufmerksam gemacht, daß sich der Ausführkanal der Thoraxdrüsen im Kopf bei mehreren Apiden (*Megachile*, *Coelioxys*, *Andrena*, *Osmia*, *Anthophora*, *Melecta*, *Anthidium*) stark verbreitert. Verhältnismäßig gering ist diese Verbreiterung bei *Andrena*, sehr auffällig bei *Anthidium* (Fig. 29 d), wo der Kanal fast $\frac{1}{2}$ mm breit wird. Die spiralgige Auskleidung geht an dieser Stelle gleichmäßig weiter, aber sie hält jetzt nicht mehr den ganzen Kanal offen — dieser ist meist kollabiert —, sondern nur eine Rinne auf jeder Seite. Bei der Draufsicht auf den Kanal erweckt das den Anschein, als ob die beiden Kanäle der Thoraxdrüsen sich in dem vereinigten Kanale erhielten. SCHIEMENZ möchte diese Bildungen als Kompensationen für die Thoraxreservoirs ansehen. Gewiß können sie gelegentlich auch dafür dienen. Aber diese Reservoirs werden dann doch bei jeder stärkeren Bewegung der Mundteile gedrückt und entleert. Der Bau des Kanals deutet doch wohl eher darauf hin, daß die innere Oberfläche vergrößert werden sollte, ohne daß ein Interesse an einem weiten Kanal bestand. Was SCHIEMENZ nicht sah, mit seinen Mitteln auch leicht übersehen konnte, das ist die merkwürdige Zellschicht, die diese verbreiterte Stelle des Ausführkanals umkleidet. Das gewöhnlich plattenförmige Epithel der Ausführgänge ist hier sehr hoch geworden und besteht aus dichtgedrängten Palisadenzellen. Infolgedessen sind auch die Kerne länglich-elliptisch geworden. Die parallelstreifige Struktur des Protoplasmas deutet auf starke absondernde Tätigkeit dieser Zellen (Fig. 29 c). So stark wie bei *Anthidium* ist dieses Epithel freilich nicht oft ausgebildet. Es ist aber auch die Ausweitung des Kanals bei *Anthidium* (Fig. 29 d) am auffallendsten (SCHIEMENZ, p. 100).

Bei der Biene und Hummel zeigt der Kanal kaum eine Erweiterung (Fig. 2) und das gewöhnliche Plattenepithel. Bei einigen Hummelarten kann man vielleicht von einer kleinen Ausbauchung sprechen. Recht wenig sieht man bei Andrenen, *Halictus*, *Colletes*. Aber bei *Andrena lathyri* ♀ waren streckenweise die Epithelzellen wie verfettet und traten aus dem plattigen Verbande deutlich hervor. Bei *Anthophora* ist die Erweiterung schon bedeutend, so daß der Kanal zusammenfällt, stark ist sie bei *Osmia*, *Megachile*, auch bei *Melecta* und *Nomada*. Ich vermute, daß die Hinterkopfdrüsen der Biene von diesem Gangepithel abzuleiten sind, von dem aus sie sich in der ontogenetischen Entwicklung auch bilden. SCHIEMENZ (p. 116, tab. 7, fig. 18) fand schon, daß sich diese Drüse viel später

als die anderen entwickelt. Erst in der weißen Puppe fand er rechts und links vom Ausführgang eine Zellwucherung des Gangepithels, in welche die Intima dann Seitenkanäle hineintreibt. Die Ähnlichkeit der Zellstruktur und des Drüsenproduktes machen es an sich schon sehr wahrscheinlich, daß die Hinterkopfdrüse der Biene und die Speichelgangdrüse von *Anthidium* sich entsprechen. Bei den Sphegiden und Pompiliden habe ich nichts Besonderes gesehen. Bei der Wespe ist der Gang auch ziemlich weit, aber er behält den runden Querschnitt. Das Epithel ist aber ähnlich ausgebildet wie bei *Anthidium*. Ich habe schon bei der Besprechung der Fig. 35 auf die Plasmastruktur in den Epithelzellen der Ausführungsgänge der Thoraxdrüsen hingewiesen.

2c. Glossaldrüsen

= System V (SCHIEMENZ, 1883, p. 107) = Gl. linguales (BORDAS, 1895).

Wir kommen endlich zur Mündung des Gesamtausführungsganges der Labialdrüsen am Zungengrund. Über die anatomischen Einheiten der Mündung und die Speichelspritze muß ich auf BREITHAUPT (1886) und die Bienenbücher verweisen. Bekanntlich existiert ein kleines Durcheinander von Ausdrücken über diese Gegend der Bienenmundteile: Labium, Hinterkiefer, Hypopharynx, Lingua, Ligula usw. Ohne über diese zu urteilen, werde ich einfach von der Zunge oder Glossa reden, um einen gebräuchlichen und ziemlich eindeutigen Ausdruck zu haben.

Diese Drüse existiert nicht bei der Honigbiene. Sie wurde von LEYDIG (1859, p. 66) bei der Hummel entdeckt. Sie liegt an der Stelle, wo der Speichelkanal aus der Tiefe des Kinns heraufsteigt, um zwischen der Ligula genannten hinteren Zungenbasis und der Zunge selbst zu münden. In diesem Deckstück, der Ligula, liegen die Mündungen der Drüsenzellen. Es sind Einzelzellen mit einem inneren chitinösen Ausführgang, wie wir sie in Fig. 7, 19, 35 b kennen lernten. Die Kerne sind groß, das Zellplasma zeigt meistens mächtige Vakuolen. Die „Flaschenbürste“ an den Aussührkanälen ist recht deutlich. Außerhalb der Zelle bemerkt man an ihnen noch den Kern der einen oder anderen Belegzelle, dann münden sie auf dem Cribrum unter dem Ligulavorsprung. Um das Gesamtbild, das derartige Drüsen bieten, speziell auch das Größenverhältnis des Ausführungsganges zu den Zellen leichtverständlich wiederzugeben, wird man am besten an einen dichtbesetzten Kirschenzweig erinnern. Für den Typus der Einzelzellen, wie wir ihn hier und noch öfter finden,

möchte ich in dieser Arbeit einen kurzen Ausdruck gebrauchen. Man könnte sie nach den besten Untersuchern GILSON'- oder LEYDIG'sche Zellen nennen. Aber an sich sagen solche Namen gar nichts. Auch ist GILSON's und LEYDIG's Name schon für eine Drüsenart vergeben, und LEYDIG ist weder der Erste, der auf diese Zellen aufmerksam machte (wohl STEIN 1847, p. 84) noch in seiner Auffassung der „Flaschenbürste“ besonders glücklich. Diese Flaschenbürste selbst fehlt oft, aber nie fehlt der intracelluläre Gang. Deshalb könnte man derartige Drüsenzellen Intrazellen nennen, deren Typ durch Fig. 55 wiedergegeben wäre. Sie sind bei Insekten sehr verbreitet. Bei den Pygidialdrüsen der Käfer (DIERCKX, 1899 und 1901) ist der intracelluläre Kanal ein kurzer Blindsack. Von den bisher bei den Immen besprochenen Drüsenzellen gehören die Brutdrüsenzellen zu den Intrazellen, ebenso die kleinen Zellen an den Thoraxdrüsengängen der Wespe (Fig. 35 b). Die Glossaldrüsen der Hummeln sind ganz typische Intrazellen. Bei *Bombus terrestris* ♀ zähle ich etwa 70 Zellen, bei *agrorum* 80. Der Durchmesser des Kerns beträgt bei *B. agrorum* 40 μ , der ganzen Zelle 70 μ . Bei *Psithyrus* ist dieselbe Drüse noch stärker entwickelt. Auch bei *Xylocopa* ist sie ziemlich groß. Bei *Anthophora* zähle ich etwa 50, bei *Anthidium* 20 Zellen. Das System ist noch vorhanden bei anderen Apiden, aber oft klein und nicht immer leicht freizulegen. Wenig finde ich bei *Coelioxys*, *Nomada*, *Halictus*, *Osmia*. Bei Pompiliden ist es nach BORDAS (p. 124) mäßig groß, bei Sphegiden (p. 148 usw.) teilweise recht groß. Ich messe bei *Cerceris ribyensis* 0,4 mm Länge, BORDAS bei *C. labiata* 0,7 mm.

Bei *Vespa* ist die Drüse gar nicht zu finden. BORDAS (p. 108) hat freilich eine glande linguale, aber diese mündet nicht an der Mündung der Labialdrüsen, die BORDAS ja gar nicht kennt. Die glande linguale von BORDAS besteht aus einigen Intrazellen (die Zahl schwankt von 5 bis etwa 20), die in dem mittleren Zungenlappen liegen und auf ihm münden. Wenn man die durchschimmern den weichen Teile der Glossa eventuell nach Karminfärbung betrachtet, findet man sie als paarige kleine Gruppe unmittelbar vor dem stärker pigmentierten Basalteil der Glossa. Fig. 45 gibt eine Zelle dieser Drüse von einer Hornisse wieder. Etwas weiter zurück und mehr zur Seite, also an der Basis der Paraglossen liegt ein weiteres Drüsenhäufchen. Aber dessen Vorkommen ist nicht so konstant. Bei manchen Exemplaren finde ich es durchaus nicht. Auch finde ich nicht den gemeinsamen Ausführgang, den BORDAS

(p. 109) sieht. Ich glaube, daß die Drüsenzellen einzeln münden. Es ist sehr lehrreich, solche Drüsen auf Schnittserien zu suchen (Fig. 46). Man sieht diese sonderbaren kleinzelligen Drüsen dann überall auftauchen, wo Reibungsflächen zu finden sind. Dazu gehören auch, soweit ich sehen kann, die Drüsen, die an der Basis der Maxillen liegen, es sind Einzelzellen, die sich auf der Wand öffnen, welche dem Mentum anliegt. Es müssen die Glandes maxillaires von BORDAS sein (p. 106). Den gemeinsamen Kanal, der sich „en avant de la bouche“ öffnen soll, sehe ich nicht oder besser: betrachte ich als Ausführgang der Thoraxdrüsen. Damit haben aber diese Glandes maxillaires nichts zu tun. Derartige Drüsen finde ich ferner an den basalen Teilen der Maxillen, besonders an den Wänden des Stipes, wo dieser sich mit den Teilen des Labiums oder mit den Mandibeln reibt. Wieder ganz ähnliche Drüsen liegen auch im Boden der Kopfkapsel an den Stellen, die den Mandibeln und Maxillen zugekehrt sind. Die Ähnlichkeit der Zellen hat BORDAS gesehen (p. 107). Er hat diese Drüse als geschlossenes System aufgefaßt und als Glandes mandibulaires internes bezeichnet. Dieser Name ist unhaltbar, wie ich nachher zeigen werde. Hier sei zunächst nur festgestellt, daß alle hier bei *Vespa* besprochenen Drüsen, die an den unteren Mundteilen liegen, mit Ausnahme der Thorakaldrüse (Labialdrüse), vielleicht mit der weiteren Ausnahme der mittleren Glossaldrüse, keine Speicheldrüsen sind. Wahrscheinlich liefern sie ein Schmiermittel für die Gelenke und Reibflächen.

3. Mandibeldrüse

= System IV (SCHIEMENZ, p. 102) = Riechschleimdrüse (WOLFF, 1876, p. 129) = Glande mandibulaire externe (BORDAS, p. 40 passim).

Bei einer Honigbiene ist diese Drüse leicht zu präparieren, indem man ihr die Mandibel ausreißt. In den meisten Fällen hängt dann das herzförmige Säckchen dieser Drüse neben der einen oder anderen Chitinsehne noch daran. Der Ausführgang mündet nämlich auf der Gelenkhaut zwischen Mandibel und Mandibelbasis so, daß er bei offenen Mandibeln offen und bei geschlossenen geschlossen ist (SCHIEMENZ, tab. 6, fig. 13). Das genannte Säckchen ist ein Reservoir, das in seinem ganzen Umfange mit Drüsenzellen besetzt ist (Fig. 42). Die Intima zeigt eine starke Knitterung (Fig. 43 u. 44). Es liegen auf ihr ganz flache kleine Epithelzellen, die in älteren Stadien aber schwer zu sehen sind. Auch die inneren Sekretionskanäle sind zu-

weilen schwer zu finden. Über die frisch untersuchte Drüse hat SCHIEMENZ alles Nötige gesagt (p. 102). Wenn WOLFF meinte, daß das Kanälchen in unmittelbarer Verbindung mit dem Zellkern stehe, so hat er eine gute Beobachtung falsch gedeutet. Es schnürt oft den Kern stark ein. Bei der Bienenkönigin ist diese Drüse außerordentlich groß, $2\frac{1}{2}$ mal so groß wie bei der Arbeiterin, das Epithel ist ebenfalls größer als bei dieser. Bei den Drohnen ist die Drüse zu einem ganz winzigen Säckchen ohne funktionsfähige Zellen geworden.

Wunderschöne Bilder erhielt ich in Schnitten durch diese Drüse bei der Hummel (Fig. 47, 48). Die Drüsenzellen besetzen nur ein verhältnismäßig kleines Areal auf der Innenseite des langgestreckten Drüsensackes. Da er beim Töten des Tieres meist entleert wird, sieht man in Fig. 48 beide Wände nahe beieinander. Ebendort sieht man die Durchbohrung der starken Intima durch die zahlreichen Sekretkanäle und die kleinen Kerne des schwachen Zellbelags der Intima. Sehr auffällig sind die Kerne der Drüsenzellen und ihre „Flaschenbürsten“. Die Kerne sind rund, eckig, langgestreckt, ausgebuchtet, halbmondförmig, hantelförmig usw., je nachdem es die Lage der Sekretkanälchen vorschreibt. Die Fig. 48 zeigt eine Auszackung des Kernes zum Sekretionskanal hin, die man wohl mit der Kernfigur in der Eistielbildnerzelle bei *Nepa* vergleichen kann (KORSCHOLT, 1891, Fig. 120, 121) und als Vergrößerung der sezernierenden oder bei der Sekretion beteiligten Fläche deuten möchte.

Die Sekretkanäle sind hier leicht zu untersuchen. Beim Eintritt in die Zelle bilden sie einen Glomerulus (Fig. 47a), den SCHIEMENZ nur *Anthophora* zuschreiben will (p. 107). Ich sage: beim Eintritt in die Zelle, weil ich zwischen dem Gebiet, wo das aufgeknäulte Stück des Kanälchens liegt und der übrigen Zelle keine scharfe Grenze sehe. Für die Diosmose des Sekrets hat aber dieser Knäuel wohl keine oder eine andersgeartete Bedeutung, da die strahlige Figur ihn nicht umgibt.

Bei FLEMMING-Fixierung und HEIDENHAIN-Färbung erhielt ich bei einem Frühlingsexemplar von *Bombus agrorum* ♀ das Bild 47. Unmittelbar um das Sekretkanälchen liegt eine stark färbbare Schicht, die in einem etwas größeren Abstand sich in einen Stern auflöst. Die Strahlen dieses Sternes sind die Radien eines ziemlich genau umschriebenen Kreises, der sich auch bei schwacher Vergrößerung als Hof leicht bemerkbar macht. Nur einige Strahlen

gehen bis an die Peripherie dieses Kreises durch. Den Raum zwischen ihnen füllt ein sehr feinkörniges Plasma (oder Sekret), während das sonstige Zellplasma weitmaschig wabig gebaut ist und an der Peripherie mächtige Vakuolen enthält. Manchmal liegt um die Peripherie des Kreises noch ein Kranz von hämateinophilen Granulationen. Ich habe in anderen Figuren, wo die Ansammlung der hämateinophilen Massen um das Kanälchen kaum zu sehen war, die homogene Schicht, den Hof, um das Kanälchen einfach weiß gelassen (Fig. 48). Vielleicht kann man nicht alle Bilder nach demselben Schema beurteilen. Wenn GILSON meint (zit. nach SCHRÖDER'S Handbuch, p. 23), daß die Strahlen des Sternes resistenter Plasmafäden sind, so habe ich hier wohl eine andere Sternbildung wie er und wie sie bei den Brutdrüsen der Biene erwähnt wurde. Ich meine vielfach Körnchenreihen zu sehen. Diese Körnchen scheinen an zu postulierenden Fäden entlang dem Sekretkanälchen zuzuwandern und sich in seiner Umgebung anzusammeln. Postulieren möchte ich die Fäden wegen der regelmäßigen Lage des Kanals in der Mitte seines Hofes und wegen der regelmäßigen Anordnung der Körnchenreihen.

Das Sekret ist stark sauer und zum Teil flüchtig. Einmal habe ich es nach FLEMMING-Fixierung mit Safranin intensiv gefärbt erhalten. Bei den Arbeitern und Männchen der Hummeln ist der Sack kürzer, und die Drüsenlage rückt mehr an das Ende.

Bei fast allen Bienen ist diese Drüse ähnlich wie bei den Hummeln einseitig gebaut, nur bei *Colletes* ist wie bei der Honigbiene der Sack ringsum besetzt. *Anthophora* hat einen starken Glomerulus, der von SCHIEMENZ schon beobachtet wurde. Ein vergleichendes Studium der Drüse ist nicht ganz leicht wegen ihrer verzwickten Lage zwischen den großen Mandibelmuskeln, Tracheen, Fettzellen. Beim Schneiden stört all das weniger, wenn man wenigstens die starken Chitinsehnern entfernen kann, welche die Kraft der Muskeln auf die Mandibeln übertragen. Wie stark die Fettmassen sind, zeigt Fig. 51 von *Osmia*-♀, wo ich sie durch eine punktierte Linie umrissen habe. BORDAS (p. 60) zählt sie einfach mit. Von *Coelioxys* (Fig. 50) ist ein kleiner Schritt zu *Anthidium* (Fig. 49), bei dem die Drüsenmasse noch kompakter geworden ist und das ganze Reservoir aus dem Zellverband herausgedrängt hat. Deshalb haben sich die Sekretkanäle verlängert und verlaufen in einem Spalt, der über die Hälfte des Zylinders durchsetzt. Sonst zeigt die Drüse keine großen Verschiedenheiten, man findet immer wieder die

etwas kleinere oder größere Birne. Es dürfte ein altes Erbstück der Immen sein, denn BORDAS findet sie auch bei Ichneumoniden und Tenthrediniden. Bei Wespen ist sie mäßig entwickelt (Fig. 52). Sehr schön sieht man hier den starken Glomerulus, der hier doch wohl in der Zelle liegen dürfte, obgleich seine Umgebung auffallend hell erscheint. Die Drüsenlage umfaßt $\frac{3}{4}$ des Drüsensackes, von dem hier etwa $\frac{1}{10}$ wiedergegeben ist. Man könnte den Sinn dieses Knäuels darin sehen wollen, daß es für den Fall einer Zerrung ein Abreißen der Zelle von der Intima verhüten sollte. Aber da bei *Vespa* eine starke Propria die Zellen eng umschlossen hält, sieht man nicht ein, weshalb gerade hier die Windungen des Knäuels so zahlreich sind. Zum Vergleich diene noch die Tabelle IV.

Tabelle IV.
Entwicklung der Mandibeldrüsen.

Gattung	Art	Datum	Stufe	Maß in mm	Bemerkungen
<i>Apis</i>	<i>mellif.</i> ♂		5	$0,25 \times 0,15$	Rudiment.
	" ♂		+1	$2,6 \times 1,0$	
	" ♂		1	$1,1 \times 0,9$	
<i>Bombus</i>	<i>hypnor.</i> ♀		1—	$1,2 \times 0,45$	Der Drüsensack ist viel länger.
	<i>terr.</i> ♂		2—3	$0,5 \times 0,4$	Der Drüsensack 0,8 lang.
<i>Anthophora</i>	<i>acervor.</i> ♀	30./5.	2—3	$0,5 \times 0,4$	
<i>Eucera</i>	<i>longicorn.</i> ♀		2		
<i>Xylocopa</i>	<i>violac.</i> ♀		2	$1,5 \times 1$	
<i>Andrena</i>	<i>albicans</i> ♀		4	$0,16 \times 0,14$	
	" ♂	5./5.	2	0,5	Runde Birne.
	<i>carbonar.</i> ♂	8./5.	3—4	0,2	" "
	<i>flavipes</i> ♀	25./4.	3	0,3	
	<i>fulva</i> ♀	8./4.	2—3	$0,4 \times 0,3$	
	<i>nitida</i> ♀	30./5.	3—4	$0,2 \times 0,2$	
<i>Haliplus</i>	<i>cinctus</i>		3		
<i>Sphecodes</i>	<i>gibbus</i>		3—		
<i>Megachile</i>	<i>ericet.</i> ♀		3—	?	Fettumwachsung.
<i>Osmia</i>	<i>cornuta</i> ♀		4	?	s. Fig. Fettumwachsung.
<i>Anthidium</i>	<i>manicat.</i> ♀		3	?	" " "
<i>Nomada</i>	<i>marsham.</i> ♀	25./4.	2	$1,5 \times 0,6$	
<i>Coelioxys</i>	<i>aurolimb.</i> ♀		3	$0,5 \times 0,3$	
<i>Mellinus</i>	<i>arv.</i> ♀	16./7.	2	$0,7 \times 0,5$	
<i>Cerceris</i>	<i>ribyens.</i> ♀	1./7.	2	$0,6 \times 0,3$	
<i>Vespa</i>	<i>crabro</i> ♀		3		
	<i>vulgar.</i> ♀		3	$0,3 \times 0,25$	

4. Drüsen der Wand der Rüsselgrube (Postgenaldrüsen) = Glandes mandibulaires internes (BORDAS, 1895, p. 43 usw.).

Neben den eben besprochenen Mandibeldrüsen, die BORDAS äußere nennt, hat er noch zuerst bei *Bombus* und dann bei einer Anzahl

anderer Hymenopteren innere Mandibeldrüsen gesehen. „Il existe chez les *Bombus terrestris* un autre massif sécréteur bien moins important et moins étendu que le premier et qui est placé sur la lamelle chitineuse qui unit l'appendice à la mâchoire supérieure. Il a la forme d'une masse aplatie et granuleuse, recouverte par le tendon chitineux terminal du muscle moteur de la mandibule.“ Größe $2,5 \times 1,5$ mm. Von den Kanälen sagt er: „ils vont converger vers la base de la machoire anterieure, un peu en avant de la bouche“. Bei *Psithyrus* sagt er (p. 55): „Die Kanälchen verschmelzen zu einer kleinen Zahl Röhren, die an der Mandibelbasis münden. Bei der Bienenarbeiterin (p. 57): münden jederseits von der Kinnbasis; bei *Andrena* (p. 72): sie münden in einen ganz kurzen Gang, der an der Mandibelbasis, hinter der Mündung der äußeren Mandibeldrüsen endet. Bei der Hornisse (p. 102): Sie münden in einen weiteren Kanal, der an der inneren Mandibelbasis endet.“ In den Zeichnungen (tab. 2, fig. 3, 10, 11; tab. 3, fig. 12) hat er immer eine einheitliche runde Öffnung angegeben. Auf diese Darstellung geht auch wohl die falsche Auffassung von SNODGRASS (1910, p. 42) zurück. ZANDER, 1911, p. 97 zitiert nach dem Text richtig: „an der Basis des Kinns“. Es handelt sich einfach um eine Gruppe typischer Intrazellen (Fig. 55 Schema!). Ihre Lage ist an der Hand der Fig. 53 und 54 leicht darzutun. Ein Hummelkopf ist parallel zur Medianebene so durchschnitten, daß eine Maxille an ihrem Träger befestigt geblieben, aber etwas heruntergeklappt ist. Man sieht gegen die Wand der Rüsselgrube, die oben auf einem Fortsatz die Maxille und links die Mandibel trägt. Auf der weichen Gelenkhaut an der Mandibelbasis sieht man die Öffnung der Mandibeldrüse. Das Drüsenfeld der fraglichen Intrazellen liegt nun an der Basis des Maxillenträgers innerhalb der punktierten Linie. Das Mündungsfeld ist ziemlich glatt und ganz unbehaart, während etwas weiter abwärts kräftige Borsten stehen. Fig. 54 zeigt die Drüsen von der Innenseite stärker vergrößert, dazu das Plattenepithel und links, wo alles andere fortpräpariert wurde, die Kanälchen, welche die Chitinwand durchsetzen. Daneben scheint noch die feine Skulptur der Chitinoberfläche durch. Bei *Bombus* sind es 40–50 Kanäle. Bei der Honigbiene (Arbeiter) ist das Drüsenfeld ausgedehnter. Die Figur bei SNODGRASS (fig. 14, p. 42) gibt es gut wieder, wenn man das *Dct* (den Ausführungsgang) fortläßt. Es mag etwa 250 Kanäle zählen. Bei der Drohne habe ich nur 4 Kanäle gefunden.

Es geht wohl nicht an, diese Drüsen als Mandibeldrüsen zu

bezeichnen. Es sind gar keine Speicheldrüsen und sie münden gar nicht innerhalb des Mundes (wenn man unter Mund auch alles versteht, was vor dem morphologischen Munde liegt). Da die Platte, auf der sie münden, noch zu den Postgenae zu rechnen ist, könnte man sie Postgenaldrüsen nennen. Aber sie gehören vollkommen in den Kreis der oben bei der Wespe besprochenen Hautdrüsen, die an Reibungsstellen auftreten. Hier dürften die Maxillen ihr Auftreten veranlassen. Ich finde sie noch ziemlich stark entwickelt bei *Xylocopa*. Bei *Anthidium* und *Anthophora* ist nichts zu sehen. Aber *Anthidium* hat an der unteren proximalen Ecke der Postgenae ein höheres Epithel, das mit dem Thoraxgangepithel (Fig. 29) Ähnlichkeit hat. Bei *Andrena* liegen die Drüsen weiter verteilt, bei *A. albicans* ♂ z. B. im ganzen etwa 20 Intrazellen. Von ihnen münden einige auf die Gelenkhaut an der Mandibel. Die Lage hat BORDAS (p. 72) richtig angegeben.

Bei der Wespe sind die Drüsen ziemlich auffällig und von BORDAS ausführlich beschrieben (p. 101). Ihre Lage ist ziemlich dieselbe wie bei den Apiden, aber sie ziehen sich weiter in die hintere Ecke der Postgenae und auch weiter in das Innere des Mandibelträgers hinein. Bei der Wespe münden viele der Kanäle an der Mandibelbasis, aber einzeln. Bei der Schwierigkeit, lückenlose Schnittserien in dieser Gegend zu erhalten, wage ich es aber nicht, das gelegentliche Auftreten eines gemeinsamen Kanals, wie ihn BORDAS gesehen haben will, zu bestreiten. Doch zeigen die Schnitte soviel, daß ähnliche Intradrüsen auch fernab von der Mandibelbasis, andere in den Maxillenstipites und an verschiedenen Stellen der unteren Mundteile, wie schon erwähnt, vorkommen. Ich fand diese Zellen auch bei Apiden z. B. bei Andrenen an den Reibungsstellen zwischen Maxillen und Kinn, Maxillen und Mandibeln. Man kann sie alle wohl als circumorale Hautdrüsen zusammenfassen. Ihre Lage charakterisiert sie ziemlich eindeutig als Schmierdrüsen (vgl. Fig. 46).

JANET (1898, p. 6) hat in seiner Note 17 auf ähnliche Drüsen an der Fühlerbasis der Ameisen aufmerksam gemacht. Ich finde solche auch bei *Xylocopa* und etwas fraglich bei *Osmia*. Vermutlich werden sie sich auch sonst finden lassen, weil es sich dort um ein vielbenutztes Gelenk handelt. Daß diesen Schmierdrüsen eine hohe entwicklungstheoretische Bedeutung zukommen sollte, wie JANET meint, ist wenig wahrscheinlich.

5. Stirnseitendrüsen.

Bei Andrenenweibchen hat sich zwischen Fühlern und Seitenaugen ein eigentümliches Drüsenfeld ausgebildet. Als skulpturelle Besonderheit ist es schon äußerlich auffallend und nur durch die starke Behaarung der Stirn etwas verdeckt (Fig. 58). Als systematisches Merkmal findet man diesen Samtstreif gelegentlich verwendet (SCHMIEDEKNECHT, p. 85), sonst fand ich ihn nicht erwähnt. Untersucht man die Epidermis an dieser Stelle (Fig. 56, 57), so findet man ein hohes Epithel aus Pallisadenzellen, d. h. die Zellen stehen dichtgedrängt, sind in einzelnen Fällen (Fig. 57) außerordentlich hoch, haben langelliptische Kerne und ein fädiges, meist parallelfädiges Protoplasma. Das Chitin der Samtplatte (Fig. 56 *Ch*) sieht man bei den stärksten Vergrößerungen von dunklen Punktreihen durchsetzt. Man kann im Zweifel sein, ob das helle Kanäle sind und die dunklen Punkte etwa Chitinpigment, oder das helle Chitin und die Reihen Sekret, das so den Verlauf der Kanäle andeutet. Aber es zeigte sich an Abdominalplatten bei *Osmia* ein im übrigen ähnliches Bild (Fig. 59), wo die Punktreihen enger geschlossen sind und sich kurze Strecken weit ins Freie d. h. in die Drüsenzellen, die etwas abgerissen waren, fortsetzen. Also sind die Punktreihen wirklich mit Sekret erfüllte Poren des Chitins. Es scheinen ihnen auch die fädigen Differenzierungen des Plasmas zu entsprechen. Starke Fadenbildung tritt ebenfalls an der dem Körperinnern zugekehrten Zellfläche auf, während das übrige Plasma, besonders aber eine der Chitinwand anliegende Schicht zur Vakuolenbildung neigt. Das ganze Bild erinnert unverkennbar an Schnitte durch tätige Wachsdrüsen (DREJLING, 1906, p. 289). Weniger stimmt dazu die äußere Beschaffenheit des Drüsenfeldes. Die Mulde ist mit einem feinen Samt aus 0,12—0,16 mm langen Börstchen besetzt. Man wird diese wegen ihrer Verzweigung (sie tragen 2—4 kurze Ästchen) trotz ihrer Winzigkeit und dichten Stellung wohl unmittelbar von der übrigen Körperbehaarung ableiten müssen. Vom inneren Rand des Drüsenfeldes her neigt sich ein dichter Saum langer gebogener Borsten über die Mulde. Am Außenrand stehen wenige kurze Haare. Dieses Samtfeld kenne ich nur von den ♀♀ der Andrenen, bei denen ich es bislang bei allen Arten gefunden habe. Man könnte die Drüse Samtstreifdrüse nennen.

6. Giftdrüse

= Glande acide (CARLET, 1884, p. 1550; BORDAS, 1895, p. 292).

Der Mündung der Speicheldrüsen am nächsten liegt die Mündung der Stacheldrüsen, natürlich nicht vom morphologischen, sondern vom biologischen Standpunkt aus. Das kommt von der eigenartigen Beweglichkeit des Hinterleibes, die fast eine Spezialität der aculeaten Hymenopteren ist. Jedermann weiß, daß eine Ameise so spritzt, daß ihr Gift auch vom Munde ausgegangen sein könnte. Vielleicht hängt der weitverbreitete Irrtum, daß die Biene mit den Mundteilen steche, auch zum Teil mit dem „Nahebeieinander“ von Mund und Stachel zusammen. Wer eine Biene zur genauen Betrachtung an den Flügeln hält, sieht sie beständig in der Versuchung, in den eigenen Stachel zu beißen. *Chrysis*, die man tötet, rollen sich zu einer Kugel ein. Wie leicht wird einem eine Hummel oder *Anthophora*, die man nicht genügend vorher trocknen ließ, in der Sammlung zu einem Igel. Es gibt Immen, die von dieser Regel eine Ausnahme machen, z. B. *Nomada* und *Coelioxys*, aber das sind eben Schmarotzer, die ihren Hinterleib anomal verwenden.

Auf die Giftdrüse der Bienen wollte ich zunächst nicht eingegangen sein. Sie ist seit langem bekannt und soviel untersucht worden, daß es wohl überflüssig erscheint, sie nochmals zu behandeln. So dachte ich wenigstens. Das Sekret dieser Drüse interessiert ja jeden, auch den Nichtimker und Nichtentomologen. Dazu hat die Honigbiene die Eigenart, dem Untersucher das Sezieren zu ersparen. Wen eine Biene in die Wolle des Anzuges oder in den Gummistoff der Imkerhandschuhe oder auch in die empfindliche Haut gestochen hat, der braucht diesen Stachel nur mit einer Pinzette zu fassen und unters Mikroskop zu bringen. Die Drüse ist bereits freipräpariert. Aber gegenüber dem Stachel und der Giftblase tritt sie doch sehr zurück, und so geht es auch in der wissenschaftlichen Bearbeitung. Besonders die Homologisierung der Stachelteile hat bis in die neueste Zeit die Forscher gereizt (Lit. bei ZANDER, 1899). Was dagegen vor LEYDIG und nach ihm über die Drüsen geschrieben wurde, ist leicht zusammengestellt (vgl. oben histor. Einleitung). Vergleichende Studien hat besonders BORDAS (1895 u. 1897). In seinen histologischen Angaben geht er kaum über LEYDIG (1859, p. 56) hinaus. So mag es auch wohl bis heute keine genauere Beschreibung der Drüse geben, ich habe jedenfalls keine gesehen und

will deshalb, was ich bei einer kurzen Untersuchung gefunden habe, angeben.

Bekanntlich besteht das, was man gewöhnlich als Stachel bezeichnet, aus 2 Stechborsten, die in Nuten auf einer Stachelrinne sich zwangsläufig bewegen. Die Stachelrinne, die am distalen Ende dünn wie ein Stachel ist, erweitert sich am proximalen in den Stachelkolben. In diesen münden die Ausführgänge der beiden Stacheldrüsen. Von den Stechborsten her hängen blattförmige Fortsätze in das Kolbenrohr hinein, die dessen ganze Öffnung bestreichen und beim Hin- und Herbewegen eine Pumpwirkung auf den Drüseninhalt ausüben und ihn der Stachelspitze zutreiben können. In den Weichteilen, die an einem eingestochenen und dann abgerissenen Bienenstachel hängen bleiben, fällt einem leicht ein helles Bläschen auf, an das sich ein feiner am Ende kurz gegabelter Faden anschließt (Fig. 63). Das ist die Giftblase mit der anhängenden Drüse. Es gelingt meist leicht, auch den Kanal frei zu legen, der sie mit dem Kolben an der Stachelbasis verbindet. Es ist ein chitiniger Gang, der auch eine Auskleidung trägt, die man beim ersten Blick für Chitinspiralen erklären wird. Aber diese Spiralen sind nicht so regelmäßig, wie wir sie von Tracheen oder dem Ausführgang der Thoraxdrüsen kennen. Außerdem sind sie zerbrochen, so daß jedes Stück etwa 20–30° des Umfanges betragen möge. Sie gestatten leichter Knickungen und Faltungen, halten aber den Kanal voll geöffnet, wenn er (wie beim Stechakt) gestreckt ist. Diese Skulptur hat LEYDIG bereits erwähnt (p. 57). LEYDIG hat auch die Zellenlage beobachtet, die das Giftbläschen bekleidet. (Danach ist eine Bemerkung BORGERT's, 1891, p. 57 zu berichtigen.) Aber er sieht außerdem noch Sekretkanälchen auf der ganzen Blase von den Zellen durch die Intima führen. Diese habe ich ebensowenig wie SNODGRASS (fig. 38) bemerkt. Die auskleidende Membran ist sehr dick und „säurefest“. Der Kanal der eigentlichen Giftdrüse, der in die Blase mündet, trägt auch eine starke Intima, die aber nach und nach abnimmt, ebenso wie das Lumen des Kanals enger wird, während die Zellschichtdicke zunimmt. Am Ende ist die ganze Drüse etwas erweitert, aber es ist kein Grund vorhanden, dieser Stelle die ganze Sekretion zuzuschreiben, wie es wohl geschah. LEYDIG hat seine Untersuchungen an einer Königin angestellt (p. 57). Wenn er die Art der Gabelung einfach auch für die Arbeitsbiene gelten läßt, so ist das etwas ungenau, wie ein Blick auf meine Fig. 63 u. 64 beweist. Frisch habe ich nur die Giftdrüsen von Arbeitern

untersucht. Ich sehe an der Drüse, die einige Sekunden in reinem Wasser liegt, den Schlauch ganz erfüllt von einer sehr durchsichtigen Zellmasse, deren Kerne oval oder etwas ausgebuchtet erscheinen. Es tritt eine Anzahl Tracheen an die Drüse heran, deren feinste Verzweigungen die Zellgrenzen andeuten. Diese selbst sehe ich nicht. Im Innern des Schlauches verläuft ein geschlängelter Kanal und um diesen ein weniger auffallender Schlauch, in dem kleinere Kerne liegen. Die großen Kerne haben etwa $20\ \mu$ längsten Durchmesser, die kleinen etwa $5\ \mu$. Setzt man verdünnte Essigsäure zu, so ist sofort der ganze Schlauch in seiner Peripherie leer. Der ganze Inhalt liegt an dem inneren Schlauch, der seine Form behält. Dafür machen sich die Ausführkanälchen, die man vorher nur in der inneren Zone fand, wenigstens als kleine Vorragungen auch in der äußeren bemerkbar. Eine ähnliche Erscheinung tritt aber auch mit unseren gewöhnlichen Fixierungsmitteln ein, so daß ich die ersten Schnittbilder gar nicht zu deuten wußte. Nur bei CARNOY-Fixierung bei einer jungen Biene habe ich ein anscheinend ungestörtes Bild erhalten (Fig. 78). Da es aber ein gleichmäßiges Plasma zeigt (die Drüse ist wohl noch nicht funktionsfähig), so habe ich die Zeichnung nicht weiter ausgeführt. Fig. 79 u. 80 zeigen tätige Drüsen. Ich habe dabei die freifliegenden Trachtbienen im Augenblick des Fanges durch eine kräftige Dosis Chloroform getötet, damit die Biene nicht etwa bei der Verteidigung die Drüse besonders strapaziere. Aber das Bild blieb dasselbe wie bei Tieren, die längere Zeit gefangen gelebt hatten. Die eigentlichen Drüsenzellen sind äußerst zart und arm an fixierbarem Inhalt. Die gegenseitige Lage der Kerne gibt also einen gestörten Zustand wieder. Es ist in der Zeichnung gar nicht entsprechend wiederzugeben, wie inhaltsleer dieser Raum erscheint gegenüber dem kräftig gefärbten Intimakanal und seiner nächsten Umgebung. Wenn man nicht abblendet, sieht man nur die Kerne, auch bei HEIDENHAIN-Färbung. Die Intima ist sehr stark mit deutlich geschichteter Struktur. Sie wird von den Sekretkanälen durchsetzt, die nach kurzem Verlaufe in der erwähnten mittleren Zone umbiegen und dadurch daß sie sich mit ihren Nachbarn zusammenlegen, an der inneren Grenze der großen Drüsenzellen eine Art Filz bilden, der sich als ein ziemlich widerstandsfähiges Gebilde erweist. Außerhalb dieser Schicht sind die Sekretkanäle nicht wiederzufinden, aber ich erkläre mir ihren Verlauf ähnlich wie bei der Hummel (s. u.). In der Nähe dieses Filzes liegen auch die kleinen

Kerne (Fig. 78, 79). In dem Sublimatpräparat, das allerdings manch starke Störung zeigt (Fig. 80), liegen sie auch weitab vom Filz, oder dieser ist nicht so ausgeprägt.

Man wird vielleicht wegen der sauren Eigenschaften des Sekrets, das sich im Gang und in der Blase mit Eosin leuchtend färbt, auch eine Eosinophilie des Zellplasmas erwarten. Aber ganz im Gegenteil zeigt das wenige Plasma eine kräftige Zuneigung zum Hämatoxylin und ist merkwürdig empfindlich gegen saure Reagentien, wie ich schon erwähnte.

Bei der Königin habe ich keine frischen Drüsen untersucht. Schnitte durch konserviertes Material zeigen auch die eigentümliche Leere. Die Drüse ist bekanntlich viel größer als bei der Arbeiterin (Fig. 63, 64), wie auch der Stachel kräftiger ist. Wenn einer von den beiden Stacheln rudimentär sein soll, ist es gewiß der Stachel der uns so gefährlich erscheinenden Arbeitsbiene, nicht der der Königin, wie DEMOLL meinte (DEMOLL, 1908, p. 271). Ebenso ist die dort vertretene Ansicht, daß die Brutdrüse bei der Königin „noch nicht“ entwickelt sei, eine Umkehrung der Tatsachen (vgl. oben).

Um den Vergleich zu erleichtern, habe ich auch die Stacheldrüsen von einer Hummelmutter (Fig. 66), Hummelarbeiterin (Fig. 67) und einer Schmarotzerhummel (Fig. 68) im selben Maßstab gegeben. Diese Figuren sind mit dem Zeichenapparat nach Präparaten gemacht, die in Glyzeringelatine eingebettet sind. Deshalb sind die Giftblase und DUFOUR'sche Drüse bei *Psithyrus* zu groß, weil sie ihrer Dimension wegen etwas gepreßt wurden. Ich gebe noch einige Angaben nach frischen Präparaten:

Bombus lapidarius ♀. Blase 5 mm lang, 1,8 mm breit, DUFOUR-Drüse 9 mm lang, 0,4 mm breit.

Bombus terrestris ♀. Blase 3 mm lang, 2 mm breit, DUFOUR-Drüse 5 mm lang, 0,4 mm breit.

Psithyrus rupestris ♀. Blase 5 mm lang, 1,5 mm breit, DUFOUR-Drüse 6 mm lang, 1,3 mm breit.

An der sauren Drüse selbst maß bei *B. terrestris* ♀ der gemeinsame Gang 5 mm, ein Gabelast ca. 50 mm, dessen größte Breite 0,13 mm. Nach BORDAS schwankt die Länge der Drüsenäste bei allen Hummeln zwischen 42 und etwa 60 mm. Das wäre eine Gesamtdrüsenlänge von etwa 10 cm. BORDAS hat allerdings beim Messen die Drüsen gezerzt. So erhält man natürlich zu große Werte, die etwa der Länge des Zentralkanals entsprechen. Ich meine deshalb auch die Länge der Drüsen bei der Bienenarbeiterin nicht mit

ZANDER (1911, p. 42) auf 21 mm, sondern auf etwa 12 mm angeben zu sollen.

Der Querschnitt durch die Drüse (Fig. 81, 82) zeigt nicht das Zurücktreten der großen Drüsenzellen vom Zentralkanal, wie bei *Apis*, wohl aber die kleineren Kerne neben den großen Drüsenzellkernen und eine sehr starke Vakuolisierung des Plasmas. Über die Sekretkanälchen gibt besonders Fig. 82 einigen Aufschluß. Sie verlaufen hier von der Intima geradeaus in die Drüsenzellen hinein, werden dort aber sofort ganz blaß und verschwimmen. Kurz vorher liegen in jedem dieser Kanäle einige stark hämateinophile Körnchen, die etwa der Stelle entsprechen mögen, wo der Kanal in die eigentliche Drüsenzelle eintritt. Oder aber der Kanal selbst hat schon hier ein Ende, dann müßte man vielleicht eine Sekretblase erwarten, wie sie von LEYDIG (1859, p. 46 f.), DIERCKX (1899, p. 61 f.) bei Carabiden beschrieben ist. Die Übereinstimmung meines Bildes mit der fig. 24 und 25 auf tab. 3 (DIERCKX, 1899) ist beachtenswert. Es will mir aber nicht gelingen, in frischen Drüsen etwas wie eine Sekretblase zu entdecken.

Die Giftdrüsen der anderen Apiden sind durchweg klein. Die Giftblase ist weniger ausgebildet (Fig. 65, 69, 70, 71, 71 a, 72, 73, 74, 76). Sehr klein ist sie bei *Colletes*, *Andrena*, *Anthophora*, *Anthidium*, etwas besser ausgebildet bei *Osmia*, *Megachile* und den Schmarotzern. Fig. 83 gibt einen Schnitt durch die Drüse bei *Melecta*. Die Vakuolisierung ist geringer, dafür (vielleicht: darum?) sind die Sekretkanälchen kräftiger und gut zu erkennen. Ähnlich bei *Osmia*, bei der sich die starken Schlängelungen des Zentralkanals auch durch die treue Gefolgschaft der kleinen Kerne besonders bemerkbar machen. Man würde nach den Bildern bei *Osmia* und *Melecta* diese Kerne gewiß unbedenklich einem etwas aufgelockerten Epithel des Ganges zuschreiben, wenn man sie bei *Bombus* (Fig. 81) nicht so weit von dem Zentralgange entfernt fände. BORDAS nennt die Giftdrüsen bei jungen Andrenen „atrophiques“ (p. 300). Man wird das von allen Bienen sagen können, wenn man genügend junge Tiere nimmt und unter atrophiques noch nicht ganz funktionsfähig versteht.

Wegen Materialmangels kann ich keine vergleichenden Skizzen für Sphegiden geben und muß auf BORDAS verweisen. Querschnitte durch die gutentwickelte Drüse bei *Cerceris* zeigen Fig. 89 u. 91. Ich glaube, daß das Bild, das Fig. 91 nach einem HEIDENHAIN-Schnitt wiedergibt, geeignet ist, die Verhältnisse bei *Bombus* zu beleuchten. Hier ist ein Sekretkanälchen noch etwas weiter erhalten, und man

sieht auch die Flaschenbürste, die sein kurzes, anscheinend etwas keuliges Ende umgibt. Das ganze Kanälchen ist aber sehr blaß, so daß es bei anderen Färbungen nicht hervortritt. Beachtenswert sind die Vakuolen, die hier in der Nähe des Kernes an der Zellbasis liegen. Bei *Pompilus* fehlen die kleinen Kerne. *Pompilus* hat eine Eigentümlichkeit mit den Vespiden gemein, die starke Muskellage auf der Giftblase (Fig. 75 von einer Faltenwespe).

Die ca. 2 cm langen Drüenschläuche einer Wespe sehen in einem frischen Präparat den Bienendrüssen ähnlich. Die Kerne messen etwa 15–20 μ . Hier heben sich die Zellgrenzen gut hervor und zeichnen sich auch nach außen auf der Propria ab. Das Plasma ist trüber, fettähnlich. Kleinste Körnchen findet man überall verstreut. Die Fixierung dieser Drüse machte weniger Schwierigkeit (Fig. 86, 87, 90). Die Drüse ist dicker und hat eine mehrschichtige Zellage. Die Sekretkanälchen sind auch hier kurz, aber mitsamt ihrem Hof in der Zelle leicht nachzuweisen. Die kleinen Kerne sind nicht an die Wand des Zentralkanals gebunden, doch finde ich meistens ein Kanälchen in der Nähe, so daß sie doch wohl als Belegzellen zu betrachten sind (vgl. oben Thoraxdrüsen oder DIERCKX, 1899, p. 75 bei Pygidialdrüsen). Wir haben im Bereich dieser Zellen wieder einen Hohlraum zwischen den großen Drüsenzellen und der Intima, der vielleicht ganz von dem Protoplasma der kleinen Zellen erfüllt ist.

7. Alkalische Drüse.

In den Stachelkolben der Biene mündet eine 2. Drüse (Fig. 65), die aus einem kleinen Schlauch besteht. Sie wurde von DUFOUR entdeckt, aber falsch lokalisiert (1841). Besonders CARLET hat auf sie aufmerksam gemacht, da er ihr eine wesentliche Rolle bei der Bereitung des Giftes zuschrieb (1884, p. 1550). BORDAS (1895, p. 291, 293 usw.) hat ihre Entwicklung bei den einzelnen Hymenopteren besprochen.

Bei der Bienenarbeiterin (Fig. 65) ist diese Drüse ein kleiner etwa 1 mm langer platter Schlauch. Bei unvorsichtiger Präparation wird man ihn leicht durch Zerrung verlängern. Er mündet, ohne einen besonders abgesetzten Ausführgang zu bilden, etwa auf der Höhe des Ausführanges der Giftblase in den Hals des Stachelkolbens. Bei der frischen Drüse wird man außer der starken Tracheenversorgung und der auffallenden Querwulstung des Drüsenepithels wenig Bemerkenswertes finden. Höchstens sieht man den

Inhalt wie geleeartige Brocken in dem ziemlich weiten Lumen liegen. Schnitte, die man aufs Geratewohl macht, können ziemlich schwer deutbare Bilder liefern, wie die fig. 39 bei SNODGRASS (1910). Es handelt sich um ein etwas hohes einschichtiges Epithel, das in Querwulsten liegt (Fig. 92). In dem abgebildeten Schnitt, der von einer Königin stammt, sind die Wülste besonders hoch. Was die Intima in dem gezeichneten Abstand erhält, ist nicht leicht zu sagen, da diese Drüsen sich sehr schwach und wenig präzis färben lassen. Die Kerne habe ich hier nur deshalb so gut darstellen können, weil es sich um ein junges Tier handelt. Bei älteren heben sie sich sehr wenig ab und sind die Zellen mehr zusammengefallen, ihre schwache Hämateinophilie scheint in eine schwache Eosinophilie umzuschlagen. Fig. 92 zeigt außerdem eine schwache streifige Differenzierung des Protoplasmas in der Richtung von der Propria zur Intima und einen schwachen Muskelbelag des Drüsenschlauches. Das Sekret findet man in den Schnitten nicht wieder. Es charakterisiert sich mit Sudan III und durch sein Zerschmelzen beim Erwärmen als fetthaltig, aber die Färbung ist viel schwächer, wie bei dem Sekret der Hinterkopfdrüsen. Bei der Königin ist diese Drüse entsprechend der sonstigen Ausbildung des Stachelapparates bedeutend größer. Etwa ebensogroß ist sie bei der Hummel. Aber je nach den Arten ist hier ihre Ausbildung verschieden. Bei *Bombus lapidarius* und wohl auch *muscorum*, die BORDAS beschreibt, ist sie lang und schmal: $8 \times 0,5$ mm, bei *agrorum* kurz und schmal: $5 \times 0,5$, bei *terrestris* ähnlich: $5 \times 0,4$, bei *Psithyrus* kurz und breit 6×1 mm. Fig. 93 stellt einen Schnitt durch einige Wülste bei einer jungen Hummelmutter dar; die Drüse hatte noch keinen Inhalt, deshalb liegt Wand an Wand. Das histologische Bild kehrt nun bei den anderen Hymenopteren immer wieder. Vgl. *Anthophora* (Fig. 94), *Osmia* (Fig. 95, 96), *Andrena* (Fig. 98), *Melecta* (Fig. 97), *Vespa* (Fig. 99). Stets wieder die Wulstungen, das hohe Epithel, die fädige Plasmastruktur und vereinzelte Muskelchen an der Peripherie. An der Intima treten bisweilen, besonders bei den Andrenen, Auswüchse wie Dornen und Stacheln auf. Aber das ist kein Privileg dieser Drüsen.

So eintönig das histologische Bild, so wechselvoll ist die Morphologie der ganzen Drüse (Fig. 63—77). Von dem winzigen Drüschen, das man im Hinterleib der Arbeitsbiene mit großer Mühe suchen muß, bis zu dem Riesenapparat, der fast $\frac{2}{3}$ des Abdomens bei der Pelzbiene ausfüllt, haben wir alle Abstufungen. Wenn eine aufsteigende Reihe der relativen Größe zu bilden ist, so geht sie etwa

von *Nomada*, *Apis*-♂, *Apis*-♀, *Bombus*-♂, *Bombus*-♀, *Psithgrus*, *Eucera*, *Osmia*, *Megachile*, *Xylocopa*, *Melecta*, *Anthidium*, *Sphecodes*, *Halictus*, *Colletes*, *Andrena* zu *Anthophora*. BORDAS hat eine außerordentlich große Ausdehnung der Drüse bei *Halictus* gezeichnet tab. 10, fig. 4. Ich habe deshalb eine kleine Form *H. malachurus* (Fig. 71a) und eine große *H. quadricinctus* (Fig. 71) wiedergegeben, um zu zeigen, wie die Wahl der Art das Urteil beeinflussen kann. Man könnte aber mit viel Recht *Halictus* und *Sphecodes* wegen der beginnenden Bildung der Blindschläuche unmittelbar vor *Anthophora* stellen. In den Zeichnungen habe ich zum Teil den Verdauungskanal usw. mit-angegeben, um die Größe der Drüse anschaulich zu machen. Ihre ungestörte Lage gibt das Bild von *Anthophora* (Fig. 65) wieder. Bei dieser wie bei *Andrena* bildet sie fast einen geschlossenen Kreis. Sie steigt vom Stachel links auf, wendet sich quer über den Darm und steigt auf der rechten Seite wieder fast bis zur Stachelbasis hinab. Bei *Andrena*, die durch den Zustand ihres Eierstockes und den Verlust ihrer zuweilen schön samtenen Thoraxbehaarung (z. B. *albicans*) beweisen, daß sie schon länger tätig waren, sind die Drüsen wie verschlissen, brüchig und schwer zu fassen. Aber sie nehmen einen größeren Raum ein, wie bei jungen Tieren. Von einer Reduktion (BORDAS, p. 300, 301) kann man dabei wohl kaum reden.

Bei den anderen Immen hat BORDAS die Drüse immer gefunden. Sie erreicht nirgends die Dimensionen wie bei den Apiden. Bei *Ichneumon* sp. finde ich sie auch ziemlich bedeutend (Fig. 77). Mit der glande accessoire, die BORDAS (p. 328) hier, wie bei einigen Sphegiden findet, dürfte er sich geirrt haben. Das Drüschchen mündet wohl in die Vagina (vgl. BERLESE, 1909, p. 892). Solche Drüsen sehe ich auch noch bei anderen Immen, aber sie führen über den Rahmen dieser Arbeit hinaus.

Bei Pompiliden, Sphegiden, Vespiden ist die Drüse klein (Fig. 75). Bei *Vespa* erscheint sie etwas aufgetrieben und der Inhalt wie Fettröpfchen. Das Epithel ist niedriger, als bei den Apiden. Im allgemeinen findet man die großen Drüsensäcke, wie sie sich bei *Andrena* und besonders *Anthophora* auch äußerlich abzeichnen, mit einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt. Nur einmal fand ich in einem vielleicht pathologischen Fall an dieser Stelle eine mächtige Fettmasse als Inhalt.

8. Hautdrüsen im engeren Sinne.

Es bleiben am Abdomen noch einige Drüsensysteme zu besprechen, die wir jetzt zusammenfassen wollen. Am bekanntesten sind die Wachdrüsen. Dafür verweise ich für *Apis*, *Bombus* und *Trigona* auf DREJLING, 1906. Es ist nur nachzutragen, daß ARNHART (1906, p. 719) die Zwischenzellräume für lufthaltig erklärt hat und BRÜNNICH (zit. nach ZANDER, 1911, p. 27) und ZANDER (l. c.) die Voraussetzung DREJLING's bestreiten, daß die Bienenindividuen nur eine Wachserzeugungsperiode haben. Eine zweite Auflage der Photographie ARNHART's dürfte nicht überflüssig sein (Fig. 62). Sie zeigt die reiche und regelmäßige Tracheenversorgung der Wachzellen.

Vielleicht muß man in diesem Verbande die Stirnseiten-drüsen der Andrenen, sowie die Postgenaldrüsen von *Anthidium* aufzählen. Hier ist nachzutragen, daß bei beiden Geschlechtern von *Osmia* an den Seitenecken der Sternite sich ebenfalls ähnliche Drüsenbildungen befinden. Ihre Histologie (Fig. 59, 60) wurde schon vorher mitbesprochen. Die Drüsenschicht füllt mehr oder weniger die Ecke aus, die in der Darstellung des 6. Sternits beim ♂ (Fig. 108) weiß gelassen ist. Sie findet sich aber beim ♂ nicht an diesem Sternit, sondern am 4. und 5., dort aber recht beträchtlich. Beim ♀ ist sie am 7. Sternit recht groß, an den anderen nur andeutungsweise vorhanden. Über die Wachszellenschicht erheben sich (Fig. 59) einige Intrazellen, von denen gleich die Rede sein wird. In Fig. 60 liegt darüber eine Schicht Fettzellen.

STEIN und LEYDIG haben schon bei Käfern an den verschiedensten Stellen des Integuments einzellige Drüsen vom Intratypus konstatiert. Ein zusammenfassendes Referat über diese und verwandte Drüsen der Tracheaten siehe bei H. BORGERT (1891). Ihm zufolge (p. 6) sind auch im Bereiche der Wachszellenschicht bei Hummeln derartige Intrazellen bekannt. Dann hat NASSANOFF auf solche Intrazellen bei Bienenarbeitern hingewiesen. Leider habe ich die Originalarbeit nicht zur Hand. Nach den Beschreibungen von SNODGRASS (1910, p. 83) und ZANDER (1911, p. 27), die unter sich nicht stimmen, handelt es sich um kleine Intrazellen, die man in ziemlicher Zahl am ganzen Abdomen der Biene antreffen kann. Es sollte mich aber wundern, wenn dies die NASSANOFF'schen Drüsen wären, denen NASSANOFF selbst Schweißabsonderung, ZOUBAREFF (n. SNODGRASS) Abscheidung des Wassers aus dem Blütennektar zuschreiben wollte.

Nun beschreibt KOSHEVNIKOV (1898, p. 519) Drüsen am Intersegment der Spirakelplatte, d. i. an dem ersten eingeschobenen Tergit. Es handelt sich um eine kleine Chitineinsenkung, die reichlich mit Intrazellen besetzt ist. Der Autor erwähnt nichts von den NASSANOFF'schen Drüsen, dagegen zeigt er, daß dieselbe Drüse an der Spirakelplatte der Hummel und Wespe vorkommt, wo sie näher dem Vorderrande des Stachelapparates liegt. Die Drüse wird nach Lage und Bau ausführlich beschrieben. Ebendort erwähnt er mächtige Drüsen im 5. und 6. Sternit und im 7. Tergit von *Vespa crabro*.

Die erwähnten Beobachtungen greifen Spezialfälle aus einem ausgedehnten und weitverbreiteten Hautdrüsensystem heraus. Es handelt sich um einzellige Hautdrüsenzellen, typische Intrazellen (Fig. 103, 106, 107), die auf Segmenten und Intersegmenten und an allen Körperteilen vorkommen können. Die auffälligsten Haufenbildungen findet man an den letzten Sterniten. Ich gebe darum die Sternite von *Bombus* (Fig. 100) und *Vespa* (Fig. 101) sowie die Spirakelplatte und die Ecke eines anderen Tergits bei *Vespa* mit der Angabe der Drüsenfelder. Man sieht, daß die Hummel diese Drüsen in großer Zahl an allen Abdominalsegmenten führt, während sie bei der Wespe auf die letzten Segmente fast beschränkt sind. Fig. 105 gibt ein Bild des Mündungsfeldes dieser Drüsen bei Wespen, Fig. 106 histologische Einzelheiten, Fig. 107 dasselbe für *Bombus*, Fig. 103 für *Xylocopa*, Fig. 117 u. 120 für *Colletes*.

Bei der Bienenkönigin finde ich in der Mitte der Wachsplatte etwa 20 Kanälchen an den beiden letzten Sterniten. Am letzten (sichtbaren) Tergit zähle ich in der Nähe des Stigmas (vgl. Fig. 104) 10 Kanäle, am vorletzten etwa 50, am drittletzten 10—15, an den vorhergehenden nur vereinzelt. Bei Drohnen war die Untersuchung wegen des dunklen Chitins erschwert, ich habe nur wenige Kanäle am letzten Sternit gesehen. Bei der Arbeiterin sind einige dieser Zellen über die Sternite ziemlich diffus verteilt, deshalb schwer zu zählen. Ich möchte sie auf etwa 100 schätzen.

Bei *Bombus* gebe ich für ♀ eine Skizze (Fig. 100). Für ♂ gilt: *B. terrestris*-♂: 7. Sternit: vereinzelt, 6. Sternit jederseits 45, 5. Sternit 25, 4. Sternit 35, 3. Sternit 26, 2. 1. nichts gesehen, 4. und 5. Tergit je 10—20 verstreut, sonst nichts.

B. terrestris-♂: Am 7. Sternit je 30, 6. Sternit 25—30, 5. Sternit 10—15, 4. Sternit 30, 3. Sternit 10, 2. und 1. Sternit und an allen Tergiten nichts.

Anthophora-♀: Um Stigmen herum 4—5 Kanäle, an Sterniten nichts?

Xylocopa-♀: Starke Sternitdrüsen wie bei *Vespa*, aber auch noch am 5. Sternit (Fig. 103).

Osmia-♀: Einige Kanäle an den Wachsplatten.

Osmia-♂: Paariger Drüsenhaufen auf Intersegment des 6. Sternits (Fig. 108).

Andrena-♀: Nichts, aber vergleiche unten Segmentaldrüsen-säckchen.

Andrena-♂: An Basis des 3. Tergits 2 Drüsenhaufen. Solche kommen auch noch bei *Bombus* auf den letzten Intersegmenten (Fig. 100) und bei *Colletes* am 6. Sternit (Fig. 117) vor. Auch bei *Mellinus*-♀ entdeckte ich einen solchen zwischen dem 6. und 7. Tergit.

Vespa-♀: Vgl. Fig. 101, 102, 104, 105, 106.

Vespa-♂: Ich habe gar nichts gefunden.

Polistes-♀: Ähnlich wie *Vespa*, etwas schwächer.

Hoplomerus: Keine größeren Drüsenanhäufungen an den Sterniten.

Trennt man die mittleren Segmente der Andrenenweibchen voneinander, so bleibt meist am Processus des Tergits ein Beutelchen hängen. Es ist eine Drüsentasche mit engem Ausführungsgang, der auf die intersegmentale Membran seitlich vom Processus mündet. Die Drüse ist ein plattes Säckchen, das allerdings meistens mit einem eiweißhaltigen (nicht fetten) Sekret gefüllt ist. Fig. 116 gibt einen Flachschnitt, Fig. 118 einen Querschnitt wieder. Eine Fortsetzung des Sekretkanälchens ins Innere der Zelle habe ich nicht beobachtet.

Eine ähnliche und doch wieder ganz abweichende Bildung finde ich am letzten Sternit bei *Anthidium manicatum*-♀ (Fig. 109, 111 bis 115). Die intersegmentale Verbindungshaut stülpt sich zu 2 großen Taschen ein, auf deren dem Körperinnern zugekehrten Seite sich eine mächtige doppelte Drüsenlage ausgebildet hat. Wir finden typische Intrazellen und das typische Palisadenepithel mit deutlicher Durchbohrung des Chitins. Aber die Struktur dieses Chitins ist sehr auffallend, wenn man sie auch ohne Schwierigkeit mit der Chitinstruktur der Intersegmente in Beziehung bringen kann. Das Chitin bildet fingerhutförmige Krypten (Fig. 113, 115) in deren Grund überall die feinen Poren der Palisadenzellen, auf deren Rand die Kanälchen der Intrazellen münden. Außerdem sind die oberen Ränder der Krypten durch chitinige Borsten und Zacken ausgezeichnet. Am auffälligsten ist aber wohl die Struktur des Sekrets,

das in konserviertem Zustande wie aus lauter kleinen Würstchen bestehend erscheint. Im Querschnitt erhält man ein äußerst regelmäßiges Bild (Fig. 112). Ich habe in der Zeichnung des Längsschnittes wiederzugeben versucht (Fig. 114), wie die Struktur zustande kommt. Die Intradrüsen liefern die Rahmen zu einer langwabigen Struktur, während die Palisadenzellen die fettige Ausfüllung beisteuern. Das eiweißhaltige Gerüstsekret ist stark eosinophil; den fettigen Inhalt der Würstchen findet man in Schnitten nicht mehr, weil er im Xylol fortgelöst wurde.

Auf kleinere Drüsen am Kopf, an den Beinen, am Thorax, an den Flügeln, am Stachel bin ich nicht weiter eingegangen. Die

Tabelle V.
Entwicklung der Drüsensysteme.

Drüsensystem:	<i>Apis</i>			<i>Bombus</i>		<i>Antho-</i>	<i>An-</i>
	♀	♂	♀	♀+♂	♂	phora	drena
Thoraxdrüse	1	2	1	1—	2	2—3	2—3
Hinterkopfdrüse	2	2?	2	1—2	1	4	4
Glossaldrüse	—	—	—	2	?	2	2
Pharynxdrüse	—	—	+1	1	2—3	4	3
Mandibeldrüse	+1	5	1—2	2	3	3	3
Postgenaldrüse	?	3—4	3	2	4	5	3
Samt-treifdrüse	—	—	—	—	—	—	1
Saure Stacheldrüse	1	—	2	1	—	4	3—4
Alkal. Stacheldrüse	3	—	4—5	3	—	+1	1
Wachsdüse (Abdom.)	—	—	+1	2—3	—	—	—
Diffuse Intrazellen	3	?	2—3	3	?	4	?
Gehäufte Intrazellen	4	—	1	1	—	—	3♂

Drüsensystem:	<i>Osmia</i>	<i>Me-</i>	<i>Cer-</i>	<i>Pom-</i>	<i>Vespa</i>	<i>Hopla-</i>
		<i>lecta</i>	<i>ceris</i>	<i>pilus</i>		<i>merus</i>
Thoraxdrüse	3—4	3—4	3—4	4	+1	2—3
Hinterkopfdrüse	3—4	?	—	—	4	?
Glossaldrüse	?	—	2	4	3	?
Pharynxdrüse	3	3	4	4	2	2
Mandibeldrüse	4	4	2	?	3	3
Postgenaldrüse	?	?	?	?	1	?
Samtstreifdrüse	—	—	—	—	—	—
Saure Stacheldrüse	3—4	3	2	2	1	2
Alkal. Stacheldrüse	2—3	3	4	4	4—5	4
Wachsdüse (Abdom.)	4	—	—	—	—	—
Diffuse Intrazellen	?	?	?	3	3	—
Gehäufte Intrazellen	3♂	?	?	?	1	?

Entwicklung der wichtigsten Drüsensysteme ist in Tabelle V zusammengestellt, in der Stufe 1 starke, 3 mäßige und 5 sehr schwache Entwicklung bedeuten.

Biologische Übersicht.

Als Grundlage für die Diskussion über die Funktion der Drüsen dürfte sich eine kurze Skizzierung der biologischen Unterschiede der zu behandelnden Arten empfehlen. Die umfassendsten Zusammenstellungen des biologischen Materials finden sich bei FRIESE (1891) und REUTER (1913), bei REUTER auch ausführliche Literaturnachweise. Für die Honigbiene ist noch besonders auf ZANDER (1913) und BUTTEL-REEPEN (1915) zu verweisen, für die Wespe auf JANET (bes. 1895). Im übrigen will ich mich hier begnügen, nur den klassischen Geschichtsschreiber des Immenlebens zu nennen, J. H. FABRE (1879).

Es wurden oben bei der Aufzählung der Apiden schon die Gruppen der Sozialen, Beinsammler, Bauchsammler und Schmarotzer aufgestellt. Alle Apiden, wie überhaupt alle behandelten Akuleaten mit Ausnahme der Schmarotzer legen ihre Eier in selbstverfertigte Nester, die sie mit der entsprechenden Nahrung versehen. Diese besteht bei den Apiden aus Blütenstaub und Honig, bei den anderen Immen aus tierischer Nahrung. Der Honig kann bei den Apiden vielleicht manchmal fehlen, der Blütenstaub tritt sehr zurück bei den Sozialen. Dafür füttern diese einen Futterbrei, der außer Honig Eiweiß enthält. Nur die Sozialen füttern die heranwachsenden Larven dauernd. Eine Anzahl Sphegiden trägt allerdings auch Nahrung nach (BUTTEL-REEPEN, 1915, p. 62). Alle anderen Larven müssen mit dem einmal eingetragenen Vorrat auskommen. Die meisten Apiden verwenden den Nektar der Blüten zum Befeuchten des Pollens. *Chalicodoma*, *Trachusa*, *Ceratina* tragen eine Art Honig ein. Die meisten sammeln den Pollen mit der Bürste (an Metatarsus oder Sterniten) und tragen ihn so heim, andere (*Prosopis*, *Sphecodes*) schlucken ihn, manche (*Halictus*, Andrenen, Osmien) wälzen sich förmlich in den Blüten, andere fegen den Pollen mit den Beinen zusammen, *Eucera* und die Sozialen befeuchten ihn, um ihn leichter transportieren zu können. Die fein gefiederten Haare der Bienen und die Klebrigkeit oder Rauheit der Staubkörner erleichtern den Transport. Besondere Körbchen haben außer *Apis* und *Bombus*, wo sie an den Hinterschienen liegen, die Andrenen zwischen Meta-

trochanter und Metathorax. Zur Honigaufnahme dient allen die Zunge, deren Größe alle Stufen von einem kurzen, breiten Löffelchen bei *Prosopis* bis zu der über körperlangen *Anthophora*-Zunge durchläuft. Die eigene Nahrung der Apiden ist nicht nur Honig, wie man wohl meinen könnte, sondern auch Blütenstaub, wie man bei Untersuchung des Enddarmes leicht feststellen kann. Die Immen sind Lichtkinder, die nur im Sonnenschein regsam sind. Die Entwicklungsdauer beträgt meistens ein Jahr, die Lebensdauer der Imagines einige Wochen.

Die Biologie der Honigbiene setze ich als bekannt voraus. Das wichtigste ist, daß sie die Larven, sowie die Königin und Drohnen mit einem Futterbrei versorgt, Nektar, Pollen und Propolis einsammelt, aus Wachs und Propolis ihre Wohnung baut und darin Honig und Pollen aufspeichert.

Die Hummel benutzt wie die Biene eine vorhandene Höhle zur Anlage ihres Nestes, verwendet das Wachs viel sparsamer, dazu ist das Wachs sehr verunreinigt (wenige Prozente Wachs, viel Erde, bis zu 70 % Pollen. ARMBRUSTER, 1914, p. 685 f.). Die ganze Arbeit besorgt zunächst die Hummelmutter und beteiligt sich auch später daran (HOFFER, 1880, p. 72). Sie versorgt die Brutzelle mit Futterbrei und Honig und verschließt sie mit Wachs.

Die Schmarotzerhummel dringt mit List und Gewalt in schwache Hummelnester ein (HOFFER, 1888, p. 102), wo ihre Larven nach Art der Hummelbrut leben und von den Arbeitern mit „Hummelbrot“ ernährt werden. Die Weibchen fliegen auf Blüten und sammeln auch Pollen (nach HOFFER). Dieser ausgezeichnete Beobachter macht es auch wahrscheinlich (p. 103), daß das alte *Psithyrus*-♀ zur Ernährung seiner Larven beiträgt.

Die Pelzbiene (*Anthophora*) ist mit ihrer außerordentlich langen Zunge an langröhrige Blumen angepaßt. Sammelt trockenen Pollen, hat kein Körbchen, ist aber am ganzen Körper stark behaart, *Anthophora acervorum* legt ihr Nest nach FRIESE (1891, p. 820), in Lehmmauern, hier bei Bonn in Lößwänden an. Das Tier benutzt vorhandene Höhlen, gräbt aber meistens die Nisthöhle selbst aus. Zellen werden durch Scheidewände aus Lehm getrennt, die Wände werden geglättet. Die Füllung ist ein halbflüssiger Brei, der aus Pollen und Nektar besteht. Ich möchte hinzufügen, daß dieser eine gelbrote, oft fast braune Farbe hat, sehr penetrant säuerlich aromatisch duftet, aber süßlich schmeckt. Lackmuspapier zeigt eine freie Säure an.

Anthophora parietina baut auch in Lößwände oder Lehm (FRIESE, p. 825) eine am Ende verzweigte Röhre. Eigentümlich ist der Vorbau dieser Röhre, von dem ich (Fig. 127) eine Photographie gebe. FRIESE sagt: „Das Bienenweibchen benutzt, sobald sie eine bestimmte Tiefe (beim Hineingraben) erreicht hat, den zuerst angefeuchteten und dann losgeschabten Lehm aus dem Bohrloche einfach zum Anbau der Röhre, indem sie kleine Ballen mit den Vorderbeinen und Kiefern formt und nun diesen abgerundeten Ballen nach hinten unter ihrem Leibe hinweg transportiert und ihn mit den Hinterbeinen und dem beweglichen After an der äußeren Lehmwand anklebt.“ Ich habe die Hinterbeine und das letzte Segment des Abdomens mit einem Übersichtsbild in den Fig. 119–123 dargestellt.

Eine ausführliche Schilderung des Nestbaues gibt WESENBERG-LUND (1889, zit. nach REUTER, p. 268): Die Biene füllt ihren Kropf vorher mit Wasser, wie es viele Faltenwespen tun, „fliegt hierauf zur Stelle der Wand, die sie zum Bau auserwählt hat, und erweicht hier den Lehm, indem sie ihn in einen Umkreis von mehreren Zentimetern mit Wasser bespritzt. Sie höhlt jetzt mit den Vorderbeinen eine Grube in den aufgeweichten Lehm, spritzt wieder etwas Wasser in die Grube und setzt die Vertiefung desselben fort. Wenn der mitgebrachte Wasservorrat nach wiederholter Anwendung zu Ende ist, begibt sie sich nach neuem Wasser. Aus dem mit den Kiefern abgekratzten Lehm wird mit den Hinterfüßen ein Wall an der Seite der Grube aufgeworfen, welcher über den Rand der Grube hinaus zapfenförmig fortgesetzt wird, indem hier mittels der Kiefer einige Lehmkügelchen befestigt werden. Ein derartiger Zapfen entsteht nach einiger Zeit auf der anderen Seite der Grube, worauf der leere Raum zwischen den Zapfen mit Lehmkügelchen gefüllt wird, bei deren Befestigung deutlich der Speichel der Biene zur Anwendung kommt.“ Er beschreibt dann weiter den Schornstein mit den längsgehenden offenen Streifen (Fig. 127), die Zellen usw. Leider habe ich nie eine Biene gerade im Beginne des Nestbaues beobachten können, dazu sind die Tiere in unmittelbarer Nähe Bonns nicht zahlreich genug. Es dürfte auch schwer sein, dann nahe genug an die Biene herantreten zu können, ohne sie zu stören. Dagegen habe ich die in der Röhre tätige Biene aus unmittelbarster Nähe mit der Lupe beobachtet. Danach muß ich unbedingt FRIESE's Darstellung als richtig erklären, daß die Lehmklümpchen nicht mit den Kiefern sondern mit den Metatarsen und dem beweglichen 7. Segment (After ist ja nicht ganz präzise) an Ort und Stelle gebracht werden

(Fig. 123, 119, 121, 122). Der Metatarsus trägt auf dem verlängerten Ende an der Außenseite einen kräftigen Pinsel, der wohl nur für diese Bautätigkeit dient, und ganz ähnliche Bildungen tragen das letzte (offenliegende) Tergit und Sternit (Fig. 121 u. 122). Fig. 121 zeigt in der Mitte eine eigentümliche vorspringende, verdickte, glatte „Pygidialplatte“, die zum Verstreichen der Wände dient. Man kann die betreffende Bewegung bei jedem leicht narkotisierten Tier beobachten.

Den Bau des Schornsteines selber habe ich genau verfolgen können. Das Tier kommt rückwärts aus der Höhle, indem es den Lehmballen zwischen den Hinterbeinen hält. Es plaziert ihn in regelmäßigem Wechsel bald oben, bald unten oder an den Seiten und dann an die am weitesten zurückliegende Stelle. Der herausgebrachte Ballen ist nur angefeuchtet, aber in dem Augenblick, da er von den Hinterbeinen und dem letzten Segment in seine richtige Lage gebracht ist, erscheint er plötzlich von einem kleinen Tropfen wie überschwemmt. Zugleich setzt an der Innenwand die verstreichende Tätigkeit der Pygidialplatte ein und im nächsten Augenblick verschwindet die Biene, um einen neuen Brocken zu holen. Währenddessen versickert die Flüssigkeit in der umgebenden Lehm-schicht. Sie ist durchaus geschmacklos und beeinflusst Lackmuspapier in keiner Weise. Eine ebensolche Flüssigkeit gibt eine gefangene *Anthophora* bei jeder Beunruhigung aus dem Hinterleib von sich. Ich habe eine solche auf einem reinen Objektträger eintrocknen lassen und als Rückstand nur ganz geringe krystallinische Spuren erhalten. Wenn WESENBERG-LUND sagt, sie befeuchte das Klümpchen mit „Speichel“, so ist das geschlossen, nicht beobachtet. Die Zunge würde natürlich bis in die Gegend des letzten Segmentes mit Leichtigkeit reichen, aber sie ist bei dieser Arbeit eingeschlagen, um die Kiefer freizuhalten. Das Ausfliegen der Tiere nach Wasser ist leicht zu beobachten. Kleine Wasserlachen in der Nähe solcher Lehmwände sind gute Fangplätze für Apiden. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß auch das berichtete Bespritzen der Wand mit Wasser mit dem Hinterleibe und nicht vom Munde aus erfolgt, zumal gerade die Mundteile der *Anthophora* kein günstiges „Mundstück“ für eine Spritze darbieten. Um auf die Pygidialplatte nicht stets wieder eingehen zu müssen, sei hier bemerkt, daß sie bei den Beinsammlern viel verbreitet ist. Bei *Andrena* dürfte sie auch ähnlich gebraucht werden. Auch bei Sphegiden wird sie zum Nestbau verwandt, wie es REUTER (p. 250) von *Ammophila* berichtet. Die abgebildete

Platte von *Cerceris* (Fig. 124) kann wohl kaum anders gedeutet werden.

Eucera. Von der Lebensweise der Bienen, die der *Anthophora* nahestehen, ist zu wenig bekannt. FRIESE (p. 815) nennt die Nester, die in lehmhaltigem Land angelegt werden, denen der *Andrenen* ähnlich.

Xylocopa. Die Biene höhlt Löcher aus in morschen Bäumen, Weiden und Obstbäumen. Querwände in den Gängen, welche die Zellen trennen, werden aus einer Art Sägemehl hergestellt. Der Futterbrei wird zu Ballen geformt, die die Zelle nicht füllen. Diese wird durch eine Wand von Sägemehl und Speichel verschlossen.

Andrena. Die Sandbiene kann eine Unzahl von Arten aufweisen. Die Nester sollen durchgehends in kurzbegrastem Abhängen angelegt werden. FRIESE berichtet über den Nestbau der großen *A. ovina* (a. a. O., p. 791): „Die Gänge sind 20–30 cm tief. Hat die Biene eine Zelle fertig und sie ausgeglättet (wohl mit dem ausgebrochenen Schleim der Schleimdrüsen des Mundes), so beginnt sie Pollen einzutragen. Ist die Zelle beinahe halb angefüllt, so bereitet sie diesen trockenen Pollen zur Aufnahme des Eies vor. Genau habe ich diesen Vorgang natürlich nicht beobachten können, aber stets fand ich, sobald das Ei gelegt, die Zelle geschlossen vor, und zwar durch einen Deckel aus verkittetem Sande, den Pollen aber jetzt mit einer klaren dünnen Flüssigkeit übergossen. Die Flüssigkeit halte ich für das Sekret der großen, nur zur Brutzeit entwickelten, das Abdomen der Länge nach durchziehenden paarigen Drüsenschläuche, die unmittelbar am Grunde des kurzen Wehrstachels münden.“ Trotz der etwas unrichtigen Darstellung erkennt man natürlich sofort, daß FRIESE hier die alkalische Drüse meint. Hinzufügen möchte ich noch, daß *Andrenen* vielfach den Pollen verschlucken, man findet den Kropf oft wie vollgestopft.

Halictus hat mit *Andrena* viel Ähnlichkeit. Das Nest wird aber in festem Boden angelegt, sowohl in Löbwänden, als auch oft auf Bürgersteigen oder zwischen den Kopfsteinen des Pflasters. Bei einigen Arten wird eine förmliche Höhle ausgehoben, in der nur eine Wabe mit Zellen (aus Lehm) stehen bleibt. In der schön geglätteten Zelle findet man eine ebenfalls geglättete Pollenkugel, die bei *Halictus malachurus* leicht süßlich schmeckt und wohl auch etwas Gerbsäure enthalten dürfte. Über die Einzelheiten der Nestanlage verweise ich auf VERHOEFF (1897).

Sphecodes. Diese Biene gilt als wenig entwickelt (FRIESE, 1891). Es ist seit langem die Frage, ob sie bei *Andrena* und *Halictus*

schmarotze oder nicht (REUTER, 1913, p. 434). Sie treibt sich an den *Halictus*-Nestern herum, wird gelegentlich daraus erzogen (vgl. ALFKEN, 1913, p. 58). Andererseits sieht man sie selbst Löcher graben, Pollen sammeln, darf auch auf ihre schwachen Bürsten hinweisen. Sehr zu denken gibt m. E. der Fall (ALFKEN, a. a. O., p. 50), daß *Sphecodes similis* in *Mellinus*-Nester einzudringen suchte. Sollte *Sphecodes* ein Synöke sein, der sich nur das Graben der Höhle ganz oder zum Teil spart? Soweit ich sehe, erklären sich damit alle widersprechenden Erfahrungen, auch der auffallende Kampf mit den Wirten (REUTER, p. 334). Das Wort Synöke ist von den entsprechenden Verhältnissen bei Ameisen (WASMANN, 1896, p. 412) oder in Maulwurfnestern (HESELHAUS, 1914, p. 69) entlehnt. Man könnte noch genauer von Synechthren reden.

Colletes ist auch ein etwas rätselhaftes Tier. Sie ist den Andrenen ähnlich, baut auch in Sand, *C. daviesanus* nach ALFKEN (1913, p. 29) gern in Mauerritzen. „Sie tapeziert die Wände ihrer Zellen (REUTER, p. 272) mit einer farblosen, durchsichtigen, aus 3–4 dicht aufeinanderliegenden Blättern gebildeten Haut, die nach PÉREZ beim Brennen denselben Geruch gibt wie Seide, aber vollständig homogen und ohne eine Spur von Faserung ist. Wahrscheinlich besteht diese Membran aus einem von der Biene erzeugten flüssigen Sekret, welches mittels ihrer kurzen platten Zunge auf den Wänden ausgebreitet wird und an der Luft erhärtet. Nach FRIESE (1891, p. 798) ist es ein sehr feines Gespinnst, das dann mit Schleim ausgestrichen wird. Die Biene sammelt Pollen; nach der Eiablage zeigt dieser größere Feuchtigkeit. Ich fand *Colletes* gelegentlich mit Pollen wie vollgepfropft, zuweilen auch den Enddarm stark mit den Resten gefüllt. Der eingetragene Pollen duftet nach FRIESE (1912, p. 149f.) stark. Das junge Tier bricht die Zelle an der Seite auf und hat dann noch eine starke Sand- oder Lehmschicht zu durchbohren.

Prosopis. Ziemlich primitive Biene, nistet in Rubusstengeln. Sammelt im Kropf Honig und Pollen. Die Zellen bestehen aus erhärtetem Schleim (FRIESE, 1891, p. 781).

Osmia. Ein Bauchsammler. Bei der Mauerbiene wechselt die Bauweise außerordentlich nach der Art. Ich gehe hier nur auf *bicornis (rufa)* und *cornuta* ein. (Im übrigen vgl. REUTER, p. 279.) *Osmia* hat eine sehr stark entwickelte Zunge. Sie baut stets in fertige Höhlen, die sie fegt und dann durch ihren Bau entweder verengt oder nur durch Zwischenwände abteilt (FABRE III, p. 350f.).

Die 1. Zelle ist besonders lang (M. MÜLLER, 1907; FABRE, p. 356). Die einzelnen Zellen und auch die ganze Röhre wird durch Lehm-mörtel abgeschlossen, aber wenigstens bei *O. cornuta* und *bicornis* nicht geglättet. Die Larven spinnen einen starken braunen Cocon, den sie seitlich durchbeißen. Der eingetragene Pollen ist ziemlich trocken, nur an der Stelle, wo das Ei liegt, etwas feucht. Ich habe das Nestmaterial von *Osmia bicornis*, das ich durch Herrn Prof. REICHENSBERGER erhielt, in Wasser gelöst, ohne ein Häutchen oder einen fädigen Rückstand zu entdecken; gegläht wurde die Masse etwas dunkler und roch vielleicht etwas brenzlich, wie es trockener Straßenkot, das gewöhnliche Baumaterial, wohl auch ohne Zusätze tun dürfte.

Megachile. Die Tapezierbiene errichtet Düten aus Blattstückchen in vorhandenen Höhlen. Sie finden sich in Pfosten, Stengeln, Lehmwänden, Nistkästen (HESELHAUS, 1914, p. 85), auch in Sandlöchern. In diesen Blattdüten, die nicht verklebt werden, wird angefeuchteter Pollen aufgespeichert. *Megachile ericetorum*, die ich mehrfach untersucht habe, weicht nach FERTON (1896, p. 5, zit. nach ALFKEN, p. 75) von den Gewohnheiten der anderen Blattschneider ab, indem sie ähnlich wie *Osmia* feuchten Schlamm als Baumaterial braucht. Dazu soll sie Harz sammeln und damit das Innere der Zelle verpichen.

Anthidium. Fast alle meine Wollbienen habe ich an *Stachys lanata* gefangen. *Anthidium* baut aus Pflanzenwolle Röhrennester in fertige Höhlen (FRIESE, 1891, p. 855). Die abgeschabte Wolle tragen sie zwischen den Beinen heim und stopfen sie fest in die erwählte Röhre hinein. Haben sie ein Stückchen mit Wolle angefüllt, so beginnen sie in dieser eine Höhlung auszubetten und die ovale Höhle mit erlährendem Schleim auszuschmieren. Sie tragen Pollen, Nektar oder auch Honig ein.

Von den Schmarotzern erwähne ich nur einige Typen (FRIESE, 1888, p. 847).

Psithyrus wurde schon besprochen. *Melecta* wohnt bei *Anthophora*, der sie auch im Körperbau nahe steht, *Coelioxys* gehört mit *Megachile* zusammen. *Nomada* ist nach SAUNDERS an *Andrena* anzuschließen, obgleich sie in Farbe und Behaarung einer Wespe gleicht. Während *Melecta* und *Coelioxys* das Zusammentreffen mit ihren Wirten vermeiden, steht *Nomada* mit *Andrena* in einem fast gemütlichen Verhältnis (Symphilie). Wenn eine heimkehrende *Andrena* merkt, daß eine *Nomada* im Nest ist, wartet sie am Eingang,

bis diese herauskommt (REUTER, p. 337). Man will dies auffallende Verhalten mit einem charakteristischen aromatischen Geruch der *Nomada* in Zusammenhang bringen. Leider kann ich denselben an den von mir gefangenen Exemplaren nicht bemerken. Die Schmarotzer selbst werden wohl hauptsächlich durch den Geruch geleitet (HÖFFER, 1888, p. 93; REUTER, p. 338). Die pilzhutförmigen Körper in ihrem Gehirn sind stark reduziert. Ihr ganzes Können besteht eben im Nestersuchen.

Sphegiden. Die Grabwespen versorgen ihre Brut mit tierischer Nahrung, die sie lähmen oder töten. Was FABRE von der genauen Dosierung des Giftes und der Präzision des Stiches in seinen Souvenirs mitteilt, läßt sich nach G. u. E. PECKHAM (1904) nicht verallgemeinern. Von einer eigentlichen Maurertätigkeit kann bei unseren Arten kaum die Rede sein, höchstens bei *Trypoxylon*, der in *Rubus*-stengeln baut und ihr Mark mit Speichel verklebt. Von *Cerceris* wird berichtet, daß sie die Zellen mit Speichel glätten (REUTER, p. 251).

Pompiliden bauen ähnlich in losen Sand.

Vespiden. Die Papierbauten der eigentlichen Wespen sind allbekannt. Sowohl das Futter (hauptsächlich Insektenthoraces), das sie als Nahrung eintragen, als auch das Holz, aus dem sie das Baupapier herstellen, bearbeiten sie mit den starken Kiefern (JANET, 1895, p. 61 u. 98). Ich habe in Fig. 125 die eigentümliche Behaarung der Zunge abgebildet, weil ich keinen Hinweis auf sie gefunden habe. KIRMAYER hat sie gesehen, aber nicht weiter beachtenswert gefunden. Die am Ende aufgebogenen und zu einer Schneide verbreiterten Chitinborsten bilden in ihrer Gesamtheit einen kräftigen Striegel, der außer zum Verstreichen der Papierfläche auch vielleicht zum Zerschleiß der Holzfasern bei der Sammlung des Baumaterials dienen könnte. Ähnliche Borsten hat *Cerceris*, aber hier sind die breiten Enden einmal gespalten, bei *Halictus* sind sie ungleich zerschlitzt.

Hoplomerus-Arten, von denen ich einige untersuchen konnte, bauen wieder in Löß- und Sandwänden und tragen Räupecchen ein. Auch sie bauen zum Teil einen Kamin aus Sandkrümchen, der aber nicht sehr dauerhaft ist (Fig. 126). Ich konnte bei *Hoplomerus spinipes* sehr deutlich beobachten, daß nur der Mund, nicht der Hinterleib in die Nähe des bearbeiteten Erdklümpchens kam. Das Tier läßt Wasser aus dem Kropfe vortreten.

Als Zusammenfassung und Ergänzung möge eine Tabelle der

hauptsächlichsten Leistungen einer Hymenopterenimago dienen, für die Hautdrüsen in Frage kommen können (Tab. VI).

Tabelle VI.
Leistungen der Aculeaten (Imagines).

Leistung	Apis			Hummel		Solitäre Ap.	Schmarotzer	Sphegiden	Pompiliden	Vespid.	
	♀	♂	♀	♀+♂	♂					sozial	solitär
Nektar sammeln	—	—	+	+	—	+	+	+	—	+	—
verzehren	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+	?
konservieren	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Pollen sammeln	—	—	+	+	?	+	?	+	—	—	—
verzehren	—	—	+	+	?	+	+	+	—	—	—
verdauen	—	—	+	+	+	+	+	+	—	—	—
tragen	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—
Tierische Nahrung bewältigen	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
verdauen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	?
f. Larven bereiten	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+
Nesthöhle ausgraben	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+	+
reinigen	—	—	+	+	—	+	—	+	+	—	—
vermauern	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	+
abdichten	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
Wachsbau	—	—	+	+	—	?	—	—	—	—	—
Papierbau	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Propolis	—	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—
Futterbrei liefern	—	—	+	+	—	?	—	—	—	+	—
Verteidigen gegen Feinde	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+	+
gegen Nebenbuhler	+	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—
geg. Parasiten (Bakterien)	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Funktion der Hautdrüsen.

Es empfiehlt sich, jene Drüsen zunächst auszuschneiden, deren Funktion eindeutig bestimmbar ist. Das dürfte von den circum-oralen Intrazellen gelten, die bei BORDAS als glandes mandibulaires internes, maxillaires, paraglossales figurieren. Es dürften Schmierdrüsen für Gelenke und Reibungsstellen sein.

Dann kann es als sicher gelten, daß die Giftdrüse und die zugehörige Blase für die Lieferung des Giftes in Betracht kommt. Sie kommt bei allen behandelten Akuleaten in einer Ausdehnung vor, die der jeweiligen Stechleistung entspricht. Eine Schwierigkeit bietet die Bienenkönigin, deren Giftapparat, wie ich schon gegen DEMOLL hervorgehoben habe, durchaus kräftiger entwickelt ist, als bei der Arbeiterin, obgleich sie den Stachel wohl nie zu ihrer Ver-

teidigung gebraucht, sondern nur zum Töten ihrer Nebenbuhlerinnen. Aber augenscheinlich ist im Gesamtbienenleben diese Funktion wichtiger als der Kampf gegen den äußeren Feind. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß nach PHISALIX (in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 141, p. 275) die Bieneneier etwas Gift enthalten sollen. Dies rührt wohl daher, daß sie eben am Stachel vorbeigleiten. Die Spekulation von PHISALIX, die diesem Gift Einfluß auf die Determinanten des Eies zuschreibt, dürfte der Grundlage entbehren. *Psithyrus* hat als Stachel einen schweren stark gekrümmten Dolch (Fig. 68), der für den Menschen m. W. ungefährlich ist, aber im Kampf mit den Hummeln seine Dienste tut. Ich möchte übrigens einen naheliegenden Gedanken äußern, der nicht nur für den Stachel, sondern auch für die Brutdrüse gilt: Chitintteile dieser Apparate nehmen einfach teil an der stärkeren Panzerung des ganzen Integuments. Bei den Sphegiden ist die Drüse durchgängig stärker entwickelt als bei den Apiden, weil sie dort unmittelbar der Brutpflege dient. Bei Pompiliden und Wespen erlaubt der starke Muskelbelag der Giftblase eine kräftige und schnelle Einspritzung des Giftes in die oft wehrhafte Beute.

Jetzt erhebt sich sofort die Frage: Liefert die Drüse das ganze Gift oder nur einen Teil. Die Frage liegt nahe, weil noch eine zweite Drüse vorhanden ist. Sie ist vielleicht eindeutig zu beantworten, weil nur noch diese zweite Drüse als Mitlieferantin in Frage kommen kann. CARLET (1884, p. 1550) hat ihr eine ganz bedeutende Rolle zugeschrieben. BERLESE (1909, p. 543) möchte sogar ein allgemeines Gesetz aufstellen, daß starke Gifte immer aus zwei Drüsensekreten beständen, deren Mischung erst das scharfe Reagens ergäben. Auch bei Heteropteren und Culiciden erfolge die Mischung erst im Ausführ gange.

Ich bin zunächst durch die Erfahrungen bei *Anthophora* dazu gekommen, an CARLET'S Aufstellungen zu zweifeln. *Anthophora* hat einen kleinen Stachel und einen unbedeutenden Stich, den ich, wenn es nicht gerade sehr heiß ist, nach einigen Sekunden kaum noch spüre, falls der Stachel eingedrungen ist. An stärkeren Hautstellen dringt er meistens nicht ein. *Anthophora* hat eine riesige alkalische Drüse, deren Volumen zu der Entwicklung des Stachels und der sauren Drüsen in gar keinem Verhältnis steht. Das Sekret ist rein wässerig oder etwas fetthaltig, absolut geschmacklos und von ganz verschwindender Alkalinität. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Andrena*, *Halictus* usw. Bei *Bombus*, wo die Drüse verhältnis-

mäßig groß ist, ist der Stich für den Menschen jedenfalls unbedeutender als der Bienenstich. Bei der Honigbiene, die den schmerzhaftesten Stich hat, ist die Drüse in ihrer Dimension und in ihrem Bau ganz rudimentär, der Inhalt mehr oder weniger fettig. Ebenso zeigt die gefährliche Wespe als alkalische Drüse ein verfettetes Säckchen.

Es kommt also alles auf CARLET'S Beweis an. Die erste Mitteilung (in: CR. Acad. Sc. Paris), auf die er sich später bezieht, ist aber äußerst dürftig (p. 1550). Er bespricht dort breit die bisherigen Ansichten und erzählt dann, daß BERT diesen Gedanken von dem Zusammentreten des *acide fixe* und der starken Base aufgebracht habe. Dann erzählt er von eigenen Experimenten, den ergebnislosen bei größeren Tieren und den erfolgreichen bei Fliegen. Leider gibt er die Methode nicht näher an. Da er nachher von Mutilation redet, hat er die Kanüle vielleicht ins Bein eingeführt. Andererseits scheint es wahrscheinlicher, daß er die ganzen Drüsen in die Fliege übertragen hat, weil es sich bei der Honigbiene gar nicht vorstellen läßt, wie er das Sekret der alkalischen Drüse in die Injektionsnadel gebracht haben sollte. P. MAYER (in: Zool. Jahresb., 1884, Arthrop., p. 167) nennt eine andere Arbeit CARLET'S aus diesem Jahre „wegen Mangels an Abbildungen nicht verständlich“. Dasselbe Urteil gilt für diese Mitteilung, wenn man für „Abbildungen“ „Angabe der Methode“ setzt. Ich weiß keine. Aber ich habe mit einem dünn ausgezogenen Glasröhrchen das fertige Gift und auch andere Flüssigkeiten Fliegen eingespritzt und zwar ins Abdomen etwas seitlich vom Rückengefäß. Der Erfolg war sehr wechselnd. Von einem plötzlichen Umfallen („comme foudroyé“ CARLET) war nie die Rede. Auch bei LANGER'S Versuchen (ZANDER, 1911, p. 43) tritt der Tod erst nach 3—10 Minuten ein. Nur wenn man viel Flüssigkeit injiziert (ich machte den Versuch mit schwacher *Pilocarpinlösung*) ist das Tier sofort wie gelähmt. Ich halte die Fliegen für sehr launische Objekte. Dazu hat FABRE gezeigt (Souv., Vol. 4, p. 282 f.), daß es von höchster Bedeutung ist, ob durch den Stich das Nervensystem getroffen wird oder nicht, viel wichtiger als die Beschaffenheit des Giftes.

Was nun die Zusammensetzung des Bienengiftes angeht, so wurde durch LANGER (zit. nach FÜRTH, 1903, p. 344) darin Ameisensäure, eine flüchtige aromatische Substanz und ein Alkaloid festgestellt. Die Alkaloidlösung erwies sich als höchst giftig. Aber dieses Alkaloid kann natürlich ohne Schwierigkeit in der sauren Drüse erzeugt

werden. Die Vorstellung, daß durch eine feste(?) Säure (*acide fixe*) und eine energische Base ein stark saures Gift hervorgebracht werden soll, dürfte für den Chemiker undurchführbar sein. Dann wird vorausgesetzt, daß in der sauren Drüse nur Ameisensäure gebildet werde. Das ist nicht richtig. Ganz gewiß befindet sich in der Giftdrüse und Giftblase noch ein albuminoides Vehikel für die geheimnisvolle Säure. An die Ameisensäure bei Bienen kann ich auf Grund meiner eigenen Geruchserfahrungen auch nicht recht glauben. Aber das Albuminoid in der Blase könnte ein ganz indifferenter Stoff sein. Das läßt sich durch die einfachste Untersuchung von der Welt ausschließen, indem man einen Analysator benutzt, der nicht zu den allerschärfsten gehört, aber oft mehr leistet, als eine Farbreaktion, die eigene Zunge. Man prüfe den Gifftropfen, der an der Stachelspitze einer Biene erscheint (also die angebliche Mischung) und ein Tröpfchen des Giftblaseninhaltes, nachdem man die Blase auf dem Objektträger zerrissen hat. Die eigentümlich dumpfschmerzende Wirkung mit dem scharf sauren und bitteren Geschmack ist ganz genau gleich. Damit dürfte die Theorie CARLET'S erledigt sein.

Es bliebe nichts übrig, als die Annahme, daß die sogenannte Ameisensäure und das Alkaloid vielleicht noch neben einem eiweißhaltigen Träger von derselben Drüse erzeugt werden. Werden sie auch von den gleichen Zellen erzeugt? Da der Inhalt des Drüsenganges sich bis oben hin gleichmäßig mit Eosin färbt, ist das wahrscheinlich. Man könnte nur an eine andere Möglichkeit denken. Die eigentümlich veränderten Belegzellen könnten die Sekretion eines der Giftbestandteile übernommen haben. Dann müßte *Pompilus*, der diese Belegzellen gar nicht hat, oder *Cerceris* und andere, bei denen sie wenig verändert sind, einen anderen Charakter der Giftwirkung zeigen. Tatsächlich erzeugt *Pompilus*, einen momentan sehr heftigen, aber sofort abklingenden Schmerz. Sollte das auf das Fehlen des Alkaloids zurückzuführen sein? Ich möchte hier nicht weiter gehen, da die Vergangenheit gerade auf diesem Gebiete die Gefahr der beweislosen Spekulation einem vor Augen führt. Jedenfalls dürfte soviel gezeigt sein, daß die saure Drüse allein das Gift liefern kann.

Aber wozu ist die alkalische Drüse denn da? DUFOUR nannte sie bald Wachs-, bald Spinndrüse, aber auf die falsche Annahme hin, daß sie mit dem Ovidukt zusammenhänge. FRIESE nennt sie bei *Andrena* eine Brutdrüse, ZANDER bei der Biene eine Schmier-

drüse. FOREL will für die Ameise keine Vermutung aussprechen. Beachtenswert ist ein Gedanke JANET's (1898, p. 18). Er zeigt speziell für *Formica*, die ein großes Quantum Gift fortspritzt, daß eine Beimischung des Sekrets der alkalischen Drüse unmöglich ist. Deshalb möchte er ihr die Rolle zuschreiben, das Gift, das im und am Stachel und Anus zurückbleibt, zu neutralisieren. Es ist das überhaupt die Aufgabe, die er den alkalischen Hautdrüsen anweist (p. 16). Ich möchte eine Bestätigung der Ansicht JANET's in folgendem Versuche sehen. Ich habe eine Hornissenarbeiterin leicht narkotisiert. In der ersten Erregung ließ das auf dem Rücken liegende Tier einen Tropfen Gift an der Stachelspitze erscheinen, der blaues Lackmuspapier stark rötete. Dieser wurde fortgenommen und einige Sekunden darauf zeigte der Stachel und die ganze Stachelumgebung keine Spur von saurer Reaktion mehr an, sondern dauernd neutrale bis schwach alkalische. Natürlich wird auf diese Weise zunächst nur die Säure neutralisiert, aber nicht das Alkaloid fortgenommen. Für die Ameise dürfte das genügen, für einige Bienen könnte aber der starke Wassergehalt des Sekrets das ganze Gift fortspülen.

Aber der Fettgehalt der alkalischen Drüse ist einer anderen Deutung günstiger, die in der Drüse eine Schmierdrüse sieht. Es sind am Stachel viele reibende Teile, an die kaum das Sekret einer anderen Drüse hingelangen kann. (Die Kanäle an den Stechborsten sind wohl keine Drüsenkanäle (fig. SNODGRASS, p. 81), die Poren in der Stachelrinne halte ich für Sinnesorgane.) Bei der Biene, der Hummel, der Wespe, den Grabwespen (und Ameisen) mag mit diesen beiden Aufgaben: Neutralisieren und Einfetten, die Aufgabe dieser Drüse im wesentlichen erschöpft sein. Aber bei *Anthophora*, *Andrena* usw. steht die Drüse zu der Größe des Stachels und der sauren Drüsen in auffallendem Mißverhältnis. Man denke an *Anthophora*, wo diese Drüse mit ihren Blindschläuchen eine Oberflächenentwicklung aufweist, die die ganze Abdomenoberfläche übertreffen mag, während der Stachel und die saure Drüse schwach entwickelt sind. Ich schreibe also dieser Drüse die Lieferung des Wassers zu, das die Biene beim Graben und Aufbauen gebraucht. Es handelt sich dabei um mehr oder weniger reines, chemisch wohl unwirksames Wasser, das nur dazu dient, dem Lehm oder Löß seine natürlichen plastischen Eigenschaften zu geben. Deshalb werden diese Kamine auch vom nächsten kräftigen Regenguß vernichtet. Daß auch das Anfeuchten der Baustelle bei *Anthophora* nur mit Hilfe dieser Drüse erfolgt, ist mir wahrscheinlich, weil auch die anderen *Anthophora*-

Arten, die keinen Schornstein bauen, eine ebensogroße alkalische Drüse aufweisen wie *parietina*. Man könnte nur fragen, warum die *Anthophora* diesen umständlichen Weg der Wasserbesorgung durch die Drüse einschlägt. Sie könnte es doch wieder ausspeien wie *Hoplomerus* oder durch den Enddarm abgeben. Daß diese zweite Möglichkeit nicht etwa wirklich vorkommt, wird durch den Befund ausgeschlossen, daß der Darm fast immer Pollen enthält, sie würde auch eine gewaltige Strapazierung dieses Organs bedeuten. Daß sie aber nicht den Kropf benutzt, wie es doch sogar die Honigbiene tut (BUTTEL-REEPEN, 1916, p. 115), bedeutet für die Pelzbiene eine große Erleichterung, wenn sie vom Bauen zum Sammeln und vom Sammeln zum Bauen übergehen will. Für die Honigbiene, die nur gelegentlich einmal Wasser holt, und für die Faltenwespe, die Räupchen einträgt, spielt das keine Rolle.

Für die vorgelegte Ansicht wird es eine Empfehlung sein, wenn die Entwicklung der Drüse mit der Bauweise der betr. Tiere in Einklang steht. Die Drüse ist sehr stark entwickelt bei *Andrena*, *Halictus*, *Sphcodes*, *Colletes*. *Andrena* gräbt sich ihre Nesthöhle selbst in leicht mit Lehm durchsetztem Sand. Dies poröse Material verschluckt noch mehr Wasser beim Aufweichen wie eigentlicher Ton. Dementsprechend ist auch die Drüse bei *Andrena* riesig entwickelt. Aber die herausgeschaffte Erde erscheint nicht so stark angefeuchtet wie bei *Anthophora*. Beim Bauen, dem Abschließen der Zellen z. B. scheint sie nicht in dem Maße, wie bei dieser verwandt zu werden; so bleibt auch die Drüse hinter dem riesigen mit Blindschläuchen besetzten Sack der Pelzbiene zurück. Ich fand bei stylovisierten Andrenen das Ovar gelegentlich verkümmert, diese Drüse aber normal lang, allerdings etwas enger und ohne Inhalt. Es wäre sehr interessant, zu erfahren, ob solche Tiere den Bautrieb verloren haben. FRIESE (1891, p. 791) schreibt dieser Drüse (s. o.) die Aufgabe zu, eine klare wässrige Flüssigkeit zum Anfeuchten des eingetragenen Pollens zu liefern. Es steht dem natürlich nichts im Wege, wenngleich die andere Möglichkeit bleibt, daß *Andrena* zuerst Pollen aus ihrem Sammelapparat (trocken) und dann verschluckten Pollen (feucht von mitverschlucktem Wasser oder Nektar) in ihre Zellen füllt.

Halictus baut in härterem Boden, aber mehr oder weniger zu ebener Erde, wo der Anfang des Ganges in sehr schwierigem trockenem Boden, die Fortsetzung aber in Schichten erfolgt die meist dauernd feucht bleiben. Die herausgeschafften Erdkrümchen bleiben lose

daliegen, bis sie vom nächsten Regen eingeebnet oder weggeschwemmt werden. Die besprochenen Waben entstehen durch Minieren, nicht durch Anmauern, das Tier arbeitet mit dem Meißel oder der Grab-schaufel, sehr wenig mit der Kelle. Die Drüse ist darum auch kleiner als bei *Anthophora*.

Colletes dürfte fast genau parallel mit *Andrena* zu beurteilen sein, wenn man von der „Brutdrüsenfunktion“ redet. Das Wort „Brutdrüse“ ist übrigens vergeblich und sollte deshalb als Bezeichnung der alkalischen Drüse ganz vermieden werden.

Bei *Sphecodes* hängt die Beurteilung der Drüse von den biologischen Eigentümlichkeiten ab, die eben noch in Frage stehen. Sollte ich umgekehrt aus der Gestalt der Drüse, die ähnlich wie eine schwache *Halictus*-Drüse aussieht, etwas schließen, so würde ich eine beschränkte Grab- und Bautätigkeit vermuten. Das entspräche meiner obigen Hypothese, daß *Sphecodes* in einem fremden Gang ihre eigene Zelle einrichtet und füllt und verschließt.

Es folgen die Bienen mit schwächer entwickelter alkalischer Drüse. *Osmia* benutzt vorhandene Hohlräume, die sie wohl selten erweitert, sondern nur putzt. Aber sie mauert in diesen Höhlen Verengerungen, Querwände und den Endverschluß (FABRE, Vol. 3, p. 351 f.). Jedoch ist das Material ein anderes als bei den vorher betrachteten Maurern. *Osmia* holt vom Wegesrand oder vom Bachufer feuchte Dreckklümpchen als unmittelbar verwendbare Betonmasse. Zum Verstreichen, zum festen Verbinden des einen Klümpchens mit den vorherigen wäre ein nachträgliches Anfeuchten erwünscht. Nun beschreibt FABRE (p. 354 f.) die köstliche Szene, wie die bauende *Osmia* immer wieder „das Maß der Zelle nimmt“, indem sie mit dem Kopf am Boden derselben anstößt und mit dem Hinterleib die ersten Lagen der Scheidewand abtastet. Sonderbar erscheint ihre Skrupulosität, denn dies Ausmessen wiederholt sich oft und oft. Wer *Anthophora* beobachtet hat, und weiß, daß *Osmia* eine kleinere alkalische Drüse hat und dazu noch beobachtete, daß frisch gefangene Osmienweibchen bei Beunruhigung ein winziges Tröpfchen reinen Wassers vom Hinterleib fortspritzen, kann dies Rätsel FABRE's lösen. *Osmia* poliert und verstreicht nicht, es fehlt bei ihr auch die Ausbildung der Pygidialplatte.

Megachile schließt sich an *Osmia* an. *M. ericetorum*, die ich am besten untersuchen konnte, steht ihr ja sehr nahe.

Anthidium benützt auch fertige Höhlen. Ob sie z. B. in verlassenen *Anthophora*-Nestern nur säubert und wegräumt oder viel-

leicht kleine Unebenheiten, Wände usw. entfernt, weiß ich nicht. Für die Behandlung der Pflanzenwolle und die Herrichtung der einzelnen Zellen dürfte die alkalische Drüse nicht in Frage kommen. Ich glaube, daß man von einer Beteiligung am Bau bei den alkalischen Drüsen von *Anthidium*, *Xylocopa*, *Bombus* am besten absieht. Hier, wie bei den Schmarotzern, dürfte Neutralisation der Säure und Einfettung des Stachels die Hauptaufgabe sein. Freilich könnte der Schmarotzer beim Ausschlüpfen, wo er die von seinen Wirten errichteten Zellwände durchtreiben muß, eine wasserliefernde Drüse gut gebrauchen. Außerdem erinnern die Schmarotzer auch in dieser Drüse etwas an die ihnen nahestehenden Wirte. *Anthophora* hat 11 mm, *Melecta* immer noch 3 mm Drüsenlänge, *Coelioxys* hat wie *Megachile* eine kleine Drüse. *Nomada* ist sehr stark verändert, als alkalische Drüse finde ich eine ganz winzige Fettgabel.

Die alkalische Drüse als großes Wasserreservoir tritt nicht wieder auf in der Immenreihe. Sphegiden und Pompiliden, die meistens in losem Sand oder in Rubusstengeln wohnen, brauchen auch kein Wasser zum Aufweichen des Bodens. *Hoplomerus* trägt das nötige Wasser im Kropf herbei. Demgemäß ist die Ausbildung der Drüse bei all diesen Formen ziemlich unbedeutend.

Man wird mir einwenden wollen, daß aber eine große Anzahl dieser so rasch erledigten Immen doch mauern, sowohl Apiden, wie Sphegiden, wie Vespiden. Wir werden aber zwischen Wasserlieferung für Bauzwecke und Zementlieferung zu unterscheiden haben. Ton und Löß brauchen keinen Zement, sondern nur Wasserzusatz, um als Baumaterial verwendbar zu sein, Sandkörnchen, Holzspänchen, Markkrümchen brauchen einen Zement, einen Kitt oder Leim, um Zusammenhalt zu gewinnen. Die alkalische Drüse und wohl auch der drüsenfreie Kropf liefern nur Wasser, den Zement oder Leim müssen andere Drüsen herrichten, die Thoraxdrüsen. Das ist freilich erst eine Behauptung, die jetzt bewiesen werden muß.

Von einer Funktion der Thoraxdrüsen wissen wir mit Sicherheit: die erwachsene Larve spinnt mit deren Sekret ihren Kokon. Aber fast bei allen Imagines ist diese Funktion zurückgebildet. Wo sie vorkommt, wird die Drüse als Speicheldrüse angeführt.

Das Sekret soll alkalisch oder neutral sein (SCHIEMENZ, p. 98). Wie SCHIEMENZ das festgestellt hat, weiß ich nicht; vielleicht hat er die Drüse zerdrückt. Der Speichel, der an der Zunge der Biene austritt, ist sicher sauer (LANGER, 1909, p. 321). Man braucht zum Nachweis nur die Biene an blauem Lackmuspapier saugen zu lassen,

das mit Zuckerwasser angefeuchtet ist. Aber das beweist nichts gegen die Ansicht von SCHIEMENZ, weil noch andere Drüsen ihr Sekret zur Zunge liefern können. In fixiertem Material ist das Drüsensekret meist nicht zu sehen, oder nur in schwach färbbaren Spuren vorhanden, die bei *Eucera* und *Colletes* die Farbe des Eosins, bei Wespen ziemlich kräftig das Gelb der Pikrinsäure oder aus einer Jodfuchsinfärbung einen blaßroten Ton festhalten. Das Alkoholmaterial von *Xylocopa* zeigt ohne besondere Färbung einen roten Farbton in dem Inhalt des Speicheldrüsenganges. Der Gehalt an Trockensubstanz im Sekret wechselt sehr, wie man nach der Art der Ausfüllung des Speichelganges beurteilen kann. Am höchsten steht *Xylocopa*, dann folgt etwa *Vespa*, *Colletes*(?), *Eucera*, *Andrena*, am schwächsten ist der Gehalt bei Hummeln und Bienen, wo ich außer einem vereinzelt Fädchen nichts sehe.

Man nimmt an (ZANDER, 1911, p. 95), daß das Sekret dieser Drüse die Zunge feucht erhält. Das dürfte bei der Bienenarbeiterin von Wichtigkeit sein, weil nur die benetzte Zunge die leichte Aufsaugefähigkeit hat, ähnlich wie ein feuchtgewesener und dann ausgedrückter Schwamm viel mehr und besonders rascher Wasser verschluckt als ein trockener. Dazu wäre möglichst reines Wasser wohl das beste, das zugleich auch dazu dienen könnte, die Zunge abzuspielen und so zu reinigen. Natürlich ist an eine solche Funktion nur zu denken bei Tieren, die außer einer gut entwickelten Drüse auch ein Reservoir haben, also bei Bienen und Hummeln. Diese können dann auch gelegentlich kleine Mengen Speichel verwenden, um Blattlauszucker (Meltau) und ähnliches flüssig zu machen, wie es ja von der Stubenfliege bekannt ist, die nur diese Speicheldrüse besitzt.

Aber die starke Entwicklung der Thoraxdrüse bei *Vespa*, *Xylocopa*, *Colletes*, *Eucera*, *Andrena* muß einen anderen Grund haben, zumal sie bei den erstgenannten Immen zusammentrifft mit einem starken Gehalt an Trockensubstanz, die man ihrem chemischen Verhalten nach als leimähnlich bezeichnen möchte. Es scheint bei diesen Tieren ein langsamer aber gesicherter Abfluß einer schwerflüssigen Masse zu erfolgen, die bei der Wespe dort austritt, wo nach JANET'S Darstellung (1895, p. 64) gerade das Baumaterial vorbereitet und auch bei der eigentlichen Bauarbeit gehalten wird. Ich glaube diese Drüse als Baudrüse ansprechen zu sollen, die den Zement zu liefern hat, bei *Vespa* den Leim für die Holzfäserchen, bei *Hoplomerus* und *Andrena* den Zement für die Sandkörnchen, bei

Xylocopa den Kitt für das Sägemehl, bei *Trypoxylon* den Klebstoff für die Märkrümchen und bei *Colletes* und vielen anderen den Anstrich für die Zellenwände. Bei *Osmia* ist es mit dem Verkitten oder Polieren des Baumaterials nicht weit her, denn die Nester lösen sich sofort in Wasser auf, dem entspricht die schwache Entwicklung der Drüse und die wässrige Natur ihres Sekrets. *Anthophora* streicht ihre Zellen aus bis zu $\frac{2}{3}$ ihrer Höhe; das Häutchen ist hin und wieder recht gut zu sehen; sie hat eine gut entwickelte Drüse. Bei *Pompilus* ist die Drüse schwach, er scharrt aber auch nur ein Loch in den Sand und wirft es nachher wieder zu. Bei den Sphegiden dürfte Bau und Funktion der Drüse bei unserer Hypothese am besten stimmen.

Ob auch die histologischen Einzelheiten der Deutung fähig sind? Dann hätte die Viskosität des Sekrets einen bestimmenden Einfluß auf den Charakter der sezernierenden Zellen, was ja von vornherein zu erwarten ist. Der Wespenacinus ist aber wohl noch nicht so einfach erklärt, zumal noch eine zweite Art von Drüsenzellen sich an der Sekretlieferung beteiligt.

Da der Speichel der Bienen sauer erscheint, so muß noch eine andere Drüse außer der Thoraxdrüse ihr Sekret dazu beigesteuert haben. Das könnte die Pharynxdrüse und die Mandibeldrüse sein. Eine bestimmte Entscheidung darüber wäre möglich, wenn man eine Bienenkönigin dazu bringen könnte, von blauem Lackmuspapier Zuckerwasser aufzunehmen. Da die Bienenkönigin keine Pharynxdrüsen hat, müßte ein positiver Ausfall des Versuches die Mandibeldrüse als die Säurequelle nachweisen. An sich ist dieser Fall wahrscheinlich. Die Pharynxdrüsen der Honigbienen sind nämlich die Bereiter des Futterbreies. Das ist bei dem hentigen Stande der Diskussion die einzig mögliche Annahme (vgl. die histor. Einleitung), man müßte denn auf irgendwelche neue Theorie verfallen. Aber die alte Streitfrage: Pharynxdrüsen oder Chylusdarm ist gegen den letzteren entschieden. Es ist dabei wahrscheinlich, daß Honig aus dem Kropfe dem Futtersafte beigemischt wird, daher können verfütterte Karminkörnchen in den Futterbrei gelangen, es ist möglich, daß das Sekret der Hinterkopfdrüsen an dem Fettgehalt des Futterbreies beteiligt ist (damit erledigt sich ein Einwand KÜSTENMACHER's, 1911, p. 242), aber nicht beteiligt an der Bereitung des Futterbreies ist der Chylusmagen, und sehr stark beteiligt ist die Pharynxdrüse.

Aber das ist ein Ergebnis, das so einfach nur für die Honig-

Biene gilt und nur durch die Erkenntnisse über Anatomie und Biologie der Honigbiene gewonnen werden kann. Die vergleichende Untersuchung läßt uns hier im Stiche. SCHIEMENZ hat, ohne es wohl zu merken, bei seiner vergleichenden Untersuchung den Vergleichspunkt verschoben, indem er sofort bei der Hummel (p. 90) die „Selbstbeköstigung“, den Energieaufwand „wegen angestrebter Arbeit“ usw. hineinzieht. Damit fällt die ganze Vergleichsreihe als Beweis für die FISCHER'sche Futterbreitheorie fort. Wenn es wahr ist, daß die Biene die Pharynxdrüsen ausschließlich zur Bereitung des Futterbreies gebraucht, so hat sie damit eine isolierte Stellung unter unseren einheimischen Apiden. Denn schon die Hummel braucht diese Drüse auch zu einem anderen Zweck, wie das Vorkommen bei Hummelmännchen beweist, das durchaus nicht als rudimentär bezeichnet werden kann. Die Hummelmutter und die Arbeiter benutzen sie gewiß zunächst zur Bereitung des Larvenfutters, und die stärkere Entwicklung bei der Königin entspricht ganz den Beobachtungen HOFFER's (1880, p. 69 u. 72f.), der dem alten Weibchen die erste Versorgung der jungen Lärchen nicht bloß im Frühjahr, sondern auch später zuschreibt. Daß auch die *Psithyrus*-Weibchen diese Drüsen noch in funktionstüchtigem Zustande besitzen, läßt sich fast nur durch HOFFER's Hypothese vom Halbschmarotzertum der *Psithyrus* erklären (s. o.).

Für die Männchen von *Bombus* und *Psithyrus* könnte man ja zu einer Angleichung der Geschlechter seine Zuflucht nehmen, aber das Problem kehrt sofort bei den Solitären wieder, die gewiß keinen Futterbrei erzeugen. Der eingetragene Pollen und Honig erhält ja gewiß Zusätze, aber es ist doch wohl zu beachten, daß *Anthophora* nach meinen Beobachtungen die stärkste Veränderung des Pollens und die vielleicht kleinsten Pharynxdrüsen hat. Vermutlich wird die Futtermasse durch eine Gärung verändert, zu der die Drüsen vielleicht das Enzym liefern könnten. Aber die Hauptaufgabe der Drüsen muß mit der Ernährung des Individuums zusammenhängen, da die Männchen überall eine kräftige Entwicklung derselben zeigen. Ob es sich dabei um Schlüpfrigmachen des Pollens, um Zufügung eines Enzyms oder dergleichen handelt, ist schwer zu sagen. Ob und wo in der Reihe der Solitären diese Drüse in den Dienst der Larvenversorgung eintritt, ist zurzeit noch nicht zu entscheiden. Ich wenigstens möchte bestimmte Vermutungen nicht eher äußern, bis ich sie durch gute Gründe stützen kann.

Das Auftreten einer mächtigen Pharynxdrüse bei Wespen ver-

dient eine eigene Behandlung, weil die Ernährungsverhältnisse der Wespen ganz eigenartig sind. Die Verbindungsmembran zwischen dem Schlundblättchen und dem Zungengrund stülpt sich unter das Schlundblättchen ein und bildet einen walzigen Hohlraum, den man fast immer mit Chitinresten von verzehrten Insekten und ähnlichem Detritus erfüllt findet (KIRMAYER, p. 14). Es wird angenommen (JANET, 1895, p. 95), daß hier die Nahrungsbrocken aufgespeichert und dann ausgesogen werden, so daß nur die nahrhaften flüssigen oder halbflüssigen Bestandteile den Schlund passieren. Das läßt auf eine Vorverdauung dieser Massen schließen. Ein Vortreten des Magensaftes ist bei der Wespe erst recht ausgeschlossen (vgl. ZANDER, 1911, tab. 10, fig. 37 und BORDAS, p. 233 über den wurmförmigen Fortsatz des Verschluschkopfes, der bis 11 mm lang ist). Also muß wohl eine Drüse in der Nähe die nötigen Enzyme besorgen. Dafür käme die Pharynxdrüse nicht allein, aber an erster Stelle in Betracht. Die Larven erhalten nicht den Inhalt der „Infrabuccaltasche“, weder den flüssigen, noch den festen, sondern zerkaute Fleischbrocken, die noch Chitinteile enthalten. Ob bei der Zubereitung dieser Bissen Drüsensekrete zugefügt werden, ist wohl nicht bekannt.

Als Futterdrüse kommt aber noch eine zweite, die Mandibeldrüse, in Frage. Sie ist überall vorhanden (einzige Ausnahme ist die Drohne) im Bau ist sie sehr einheitlich, ob auch im Sekret, das wage ich nicht zu behaupten. Bei der Biene ist es sauer und flüchtig. WOLFF schrieb ihm die Aufgabe zu, die „Rieschschleimhaut“ feucht zu halten (1876, p. 120). Diese Ansicht hat den Vorteil, daß man sie glatt ausschließen kann (SCHIEMENZ, p. 119 f.). Schon der Gedanke, daß sie mit der Wachsbearbeitung zu tun haben könnte, ist mit den SCHIEMENZ'schen Gründen nicht zu erledigen, denn ein flüchtiger Stoff kann bei der Wachsbehandlung sehr dienlich sein, ohne daß man ihn nachher nachweisen kann. Aber dagegen spricht die saure Natur des Sekrets und das Vorkommen der Drüse bei den wachlosen Immen. Damit sind wir aber wieder bei der Beziehung zur Nahrungsaufnahme angelangt. Aber wozu? Einspeichelung? Dann brauchte sie bei der Bienenkönigin nicht so unverhältnismäßig groß zu sein. Diese erhält ja gar keinen Blütenstaub. Vorverdauung? Aber die Untersuchungen der meisten Forscher (zusammengefaßt in WINTERSTEIN's Handbuch, Vol. 2, p. 1; dazu PETERSEN, 1912, p. 139) dürften gegen eine Vorverdauung sein. Enzymlieferung? Aber warum sollte die betreffende

Drüse gerade stark sauer sein müssen? Kann man an eine Desinfektion der Nahrung denken, die bei der außerordentlich wichtigen Stockmutter besonders sorgfältig vorgenommen würde? Zusammenfassend kann man wohl sagen, daß Pharynx- und Mandibeldrüsen bei den Aculeaten zur Nahrungsaufnahme in Beziehung stehen. Aber ob es sich um einheitlich durchgeführte Rollen handelt, und wie sie gegeneinander abgegrenzt sind, ist nicht klar. Sicher ist, daß bei Hummeln und Bienen, vielleicht schon vorher, die Aufgabe für die Pharynxdrüsen auftritt, das Larvenfutter zu bereiten.

Für die Wachsverarbeitung wird man mit viel mehr Grund eine andere Drüse heranziehen dürfen, die Hinterkopfdrüse. Das Sekret dieser Drüse ist eine fettige Emulsion, die zur Wachsbearbeitung wohl als sehr geeignet erscheint. Die Mündung der Drüse liegt am Zungengrund zwischen den Mandibeln, wo das Wachskneten vor sich geht. Die Drüse ist stark entwickelt nur bei der Biene und Hummel, unseren einzigen Wachsverarbeitern. Bei der Drohne ist die Drüse funktionslos, aber ihr Epithel zu einem Fettspeicher geworden. Dieser an sich naheliegende Funktionswechsel scheint sich bei der Hummel und *Psithyrus*-Männchen vorzubereiten.

Ich glaube oben sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, daß die Hinterkopfdrüse der Bienen von dem Palisadenepithel des Thoraxspeichelganges abzuleiten ist. Da die Thoraxdrüse eine Baudrüse ist, dürfte das fettige Sekret dieser Drüsen auch zunächst beim Bau beteiligt sein. Die Tatsache, daß die Zellwände von *Anthophora*, *Halictus*, *Andrena* für Wasser undurchlässig erscheinen, dürfte mit diesem Sekret zusammenhängen. Darauf führe ich auch die Unbenetzbarkeit der Wände eines Wespennestes zurück.

Über die Glossaldrüsen, die ja bei der Biene nicht vorkommen, habe ich keine begründbare Vermutung. Wenn SCHIEMENZ sie Schmierdrüse nennt, so ist ihm wohl nicht die Eigentümlichkeit dieser Drüse bewußt gewesen, gerade an der Mündung mehrerer großer Drüsen zu liegen, die entweder das Schmieren selbst besorgen können oder aber die von der kleinen gelieferte Schmiermasse dauernd wegschwemmen. Das Ganze ließe sich nur verstehen, wenn der Speicheldrüsenangang bei allen diesen Tieren zeitweilig verschlossen wäre. Das ist er nun gerade bei der Biene, bei der die Drüse fehlt, bei den übrigen Immen ist die Sache wohl kaum untersucht.

Vorhin habe ich die starke Entwicklung des Epithels im Thoraxspeichelgange von *Anthidium* übergangen, da sie bei dieser merkwürdigen Biene zusammentrifft mit den fettliefernden Säckchen

am letzten Segment. Es ließe sich bei der eigentümlichen Bauweise der Wollbiene vermuten, daß beide Sekrete zusammenwirkten, um die Zelle in dem porösen Wollknäuel abzudichten.

Die Drüsensäckchen bei *Andrena* sind anders zu beurteilen. Sie liegen an bestimmten, mittleren Segmenten des Abdomens, das Sekret ist nicht fettig, sondern eiweißhaltig, es kommt nur beim Weibchen vor. Ich möchte es mit der Sammeltätigkeit in Verbindung bringen, da es gerade in der Gegend der Metatarsen liegt. Seine Aufgabe könnte sein, den Pollen zu verkleben.

Manche der Einzeldrüsen am Hinterleib mögen Schmierdrüsen sein. Aber so starke Ansammlungen, wie z. B. an den letzten Sterniten der Wespen und Hummeln, dürften so nicht erklärt werden können. Eine Bevorzugung der Sozialen bei der Verteilung dieser Drüsen ist auffällig, leider beweist das Vorkommen bei *Xylocopa*, daß sie nicht ihr ausschließliches Vorrecht sind. Gleichwohl möchte ich sie als Duftdrüsen ansprechen. Natürlich können sie nur einen Artgeruch, eventuell einen Individualgeruch, nicht den sogenannten Nestgeruch bedingen (vgl. ZANDER, 1913, p. 69).

Die weit verteilten Intradrüsenzellen der Biene könnten eine eigentümliche Bedeutung bekommen, wenn es sich bestätigen sollte, daß die Bienen das überschüssige Wasser aus dem aufgenommenen Nektar als eine Art Schweiß von sich geben. Es wäre dann die verstreute Stellung der Zellen als eine der Verdunstung günstige Anpassung zu betrachten.

Im Bau ähnlich, in der etwas versteckten Lage des Mündungsfeldes abweichend sind die Drüsen der Spirakelplatte (KOSHEVNIKOV, 1898), sowie die Drüsenhaufen an den Intersegmenten von *Bombus*, *Osmia*-♂ und *Andrena*-♂. Man würde dabei schon eher an Dufttaschen erinnert (s. o.) (Fig. 100, 102, 108) (vgl. SLADEN, 1902).

Über die Wachsdrüsen der Bienen und Hummeln brauche ich hier kein Wort beizufügen, da ihre Funktion eindeutig klar ist. Aber wir finden bei beiden Geschlechtern von *Osmia* ein ganz ähnliches Epithel unter einer ähnlich glatten Chitinmembran. Wachs habe ich noch nicht gefunden, aber es wäre zu erwarten. Vielleicht dient es auch nur als Schmieröl, aber warum ist es dann nur für das eine oder andere Segment vorgesehen? Von Meliponidenmännchen, die auch Wachsdrüsen tragen, meint v. BUTTEL-REEPEN (1915, p. 80), daß sie sich am Nestbau beteiligen. Aber bei *Osmia* wissen wir nicht einmal, ob die Weibchen das Sekret dieser „Wachsdrüsen“ beim Nestbau verwenden.

Bei den Samtstreifdrüsen am Kopf der Andrenenweibchen kann man trotz der Ähnlichkeit des Epithels nicht an Wachsdrüsen denken, weil die samtartige Behaarung das Abscheiden einer Wachsplatte nur erschwert. Vielmehr deutet diese Art der Behaarung zusammen mit der Bedeckung durch die langen Stirnborsten auf eine Duftdrüse hin. Aber das Abnorme an der Sache liegt darin, daß meines Wissens kein Insekt seine Duftorgane unmittelbar neben seine Geruchsorgane angelegt hat. Die Trichome der Ameisengäste, die Duftpinsel usw. der Schmetterlinge, die Stinkdrüse der Käfer und Wanzen liegen entweder direkt am Hinterleibsende oder doch wenigstens am Hinterleib oder oben am Thorax. Die Nackengabel der Schwalbenschwanzraupe stellt wohl das Äußerste und eine Ausnahme dar.

Allgemeinere Folgerungen.

Die Honigbiene steht auch durch ihre Drüsenverhältnisse innerhalb der einheimischen Apidenwelt ziemlich isoliert da. Das ist nichts Neues. Der eigentümliche Geschlechtsapparat der Drohnen und ihre Augenentwicklung unterscheiden sie von den Hummeln. Aber auch die Drüsenverhältnisse bestätigen diese Sonderstellung. Die Mandibeldrüsen sind allein bei der Drohne verkümmert, allein bei der Bienenkönigin abnorm groß. Die Pharynxdrüsen fehlen allein bei der Drohne und Bienenkönigin. Allein bei der Arbeitsbiene scheinen sie nur Brutdrüsen zu sein. Glossaldrüsen fehlen ihr.

Andererseits stehen sich Hummeln und Bienen sehr nahe. Das soziale Leben hat Brutdrüsen, Hinterkopfdrüsen, Wachsdrüsen etwa parallel entwickelt.

Es kommt bei der Honigbiene keine Drüse vor, die eine volle Neuerwerbung wäre. Ich habe das besonders für die Hinterkopfdrüse gezeigt. Auch die Wachsdrüsen scheinen in der Apidenreihe ihre Vorläufer zu haben. (Ich halte die Hummel für eine Parallelentwicklung neben *Apis*.) Aber *Osmia* ist kein Ahne der Honigbiene (Bauchbürste). Ebenso wenig *Anthophora* (alkalische Drüse, Pygidialplatte, Pharynx), *Andrena* (wie vorher und Segmental- und Samtstreifdrüsen), *Halictus* und *Sphecodes* (alkalische Drüsen). In der Anlage der Pharynxdrüse steht ihr freilich *Halictus* nahe.

Andrena dagegen scheint wirklich einige Neuerwerbungen aufzeigen zu können (die Segmental- und Samtstreifdrüsen). Auch *Anthidium* mit seiner Intersegmentaltasche dürfte ziemlich allein stehen.

Dagegen ist die Häufung von Intrazellen nicht als ein Neuerwerb zu buchen. Es hat deshalb auch keinen Sinn, der Lage dieser Zellen eine besondere Bedeutung beizumessen. Sie treten überall auf, an Segmenten und Intersegmenten, und sind darum für die Phylogenie ganz wertlos. Es ist hier nicht meine Aufgabe, die schematischen Aufstellungen JANET'S (1898, p. 3, vgl. 1909, p. 5) zu kritisieren, da sie sich auf Ameisen beziehen, aber an das Auftreten von Drüsengruppen an den Mundteilen und in der Mundgegend bei Wespen (s. o.) phyletische Erwägungen anzuknüpfen, dürfte verfehlt sein. „The entire ectoderm of Arthropods except its nervous derivatives is essentially a glandular layer“ sagt WHEELER (1892) mit Recht.

Bei den hier behandelten Hautdrüsen zeigen sich zwei Typen von Zellen, die ich als Intrazellen und Palisadenzellen unterschieden habe. Wachs- und Fettdrüsen zeigen den zweiten Typ, während der erste für Duft- und Giftdrüsen charakteristisch ist, überhaupt bei Zellen in Anwendung kommt, die stark reaktionsfähige Sekrete erzeugen. Ich nehme an, daß ein solches Sekret erst innerhalb des Chitinkanälchens fertiggestellt wird. Diese Annahme würde auch die auffallende Länge desselben (Fig. 52) erklären.

Man könnte leicht versucht sein, aus den histologischen Befunden Schlüsse auf die Verwandtschaftsverhältnisse zu machen. Der Weg gilt mit Recht als sehr bedenklich. Die auffallendsten Unterschiede bietet der Zellaufbau der Thoraxdrüsen. Man würde dann folgende Gruppierung erhalten: *Andrena*, *Halictus*, *Sphecodes* — *Osmia*, *Megachile*, *Anthidium* — *Anthophora*, *Eucera*, *Xylocopa*, *Colletes*. Es ist viel wahrscheinlicher, daß hier funktionelle Anpassungen, als daß genetische Zusammenhänge zutage kommen.

Ergebnisse.

1. Hautdrüsen sind bei den Apiden und den verwandten Formen allgemein verbreitet. Es können dazu auch die Speicheldrüsen und Stacheldrüsen gezählt werden.

2. Alle Speicheldrüsen der Apiden lassen sich auf 3 Systeme zurückführen: die Pharynxdrüsen, die Mandibeldrüsen und die Labialdrüsen. Nur tritt bei den Labialdrüsen eine weitere Differenzierung ein in Thoraxdrüsen, Hinterkopfdrüsen, Glossaldrüsen. Danach sind die Aufstellungen von BORDAS zu revidieren.

3. Am Kopfe der Apiden treten außerdem noch Intrazellen auf

in der Mundgegend und an der Fühlerbasis, außerdem ein Palisadenepithel an den Postgenae von *Anthidium* und in dem sog. Samtstreif der Andrenenweibchen.

4. An der Stachelbasis münden nur 2 Drüsensysteme. Allgemein kommen am übrigen Abdomen Intrazellen vor, die sich bei Bienen, Hummeln, Andrenen, Osmien und Wespen zu auffallenden Gruppen vereinigen. Nicht bloß bei Bienen und Hummeln, sondern auch bei Osmien treten Wachszellen auf.

5. Die saure Stacheldrüse liefert allein das Gift; die sog. alkalische Drüse besorgt die Reinigung des Stachels und seine Einfettung. Bei einer Anzahl Bienen ist sie stark entwickelt und dient als Baudrüse.

6. Die Thoraxdrüse liefert bei fast allen bauenden Immen den Kitt oder Leim für die Bauarbeit. Nur bei den Wachsbauern ist sie zur Wasserlieferung bestimmt. Die Hinterkopfdrüse liefert eine fettige Emulsion, die bei den Honigbienen zur Wachsverarbeitung, bei den anderen zum Zellenbau dient.

7. Die Pharynxdrüsen der Honigbiene und Hummel sind Brutdrüsen. Bei den Solitären stehen sie ebenso wie die Mandibeldrüsen in Beziehung zur Nahrungsaufnahme.

8. Die Samtstreifdrüsen und Segmentaldrüsen der Andrenen, die Drüsensäcke von *Anthidium* und eine Anzahl Drüsenhaufen bei verschiedenen Bienen sind nur unsicher zu deuten.

Literaturverzeichnis.

- ALFKEN, J. D., Bienenfauna von Bremen, 1913, in: *Abb. nat. Ver. Bremen*, Vol. 22.
- ARMBRUSTER, L., Probleme des Hummelstaates, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 34, 1914, p. 685—707.
- ARNHART, L., Anatomie und Physiologie der Biene, Wien 1906.
- , Die Zwischenräume zwischen den Wachsdrüsenzellen der Honigbiene, in: *Zool. Anz.*, Vol. 30, 1906.
- BAUER, A., Die Muskulatur von *Dytiscus*, in: *Ztschr. wiss. Zool.*, Vol. 95, 1910, p. 594.
- BERLESE, A., *Gli Insetti*, Vol. 1, Milano 1909.
- BERT, P., Venin d'Abeille cyclope (*apis nolana*), in: *Gazette méd.*, Paris 1865, p. 771.
- BORDAS, M. L., Glandes salivaires des *Apinae* ♂ et ♀, in: *CR. Acad. Sc. Paris*, Vol. 99.
- , —, in: *CR. Soc. philomath.*, 1894, Dez., No. 4, p. 12.
- , —, in: *Bull. Soc. philom. Paris* (8), Vol. 7, No. 1, p. 9—26.
- , Appareil glandulaire des Hymenoptères, in: *Ann. Sc. nat. ser. Zool.*, Vol. 19, 1895, p. 1—362, 11 tab.
- , Description anatomique et étude histol. des glandes à venin des insectes hym., Paris 1897. Darüber Ref. von HEYMONS, in: *Zool. Ctrbl.*, Vol. 7, 1900, p. 330.
- , Sur les glandes cutanées ou gl. sternales des Vespidae, in: *CR. Soc. Biol.*, 1907, p. 978.
- BORGERT, H., Die Hautdrüsen der Tracheaten, Diss., Jena 1891.
- BREITHAUPT, Über die Anatomie und die Funktionen der Bienenzunge, in: *Arch. Naturgesch.*, Jg. 52, 1886, p. 47.

- BRÜNNICH, In welchem Verhältnis stehen Alter und Tätigkeit der Arbeitsbienen, mit Berücksichtigung der Wachsdrüsen, in: Schweiz. Bienenzeitung, Vol. 32, 1909, p. 195.
- v. BUTTEL-REEPEN, Leben und Wesen der Bienen, Braunschweig 1915, 300 p.
- CARLET, G., Sur le venin des Hymenopt. et ses org. sécréteurs, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 98, 1884, p. 1550.
- , —, in: Bull. Soc. entomol. France, 1884, p. 154.
- , Mémoire sur le venin et l'aiguillon de l'Abeille, in: Ann. Sc. nat. ser. Zool., Vol. 9, 1890, p. 1—17.
- CLAUS, C., Über die wachsbereitenden Hautdrüsen der Insekten, in: SB. Ges. Beförder. Naturw. Marburg, No. 8, 1867, p. 65—72.
- DEMOLL, R., Die Mundteile der solitären Apiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 91, 1908, p. 1.
- , Die Königin von *Apis mell.* ein Atavismus, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908, p. 271.
- DIERCKX, FR., Étude comparée des glandes pygid. Carabid. et Dytisc., in: Cellule, Vol. 16, 1899, p. 63—176.
- , Les Glandes pygidiennes des Coléoptères, *ibid.*, Vol. 18, 1901, p. 253—310.
- DÖNHOF, Über Futterbrei der Biene, zitiert nach SCHIEMENZ, in: Eichstädt. Bienenztg., 1854, p. 260; 1855, p. 215, 244; 1856, p. 232; 1858, p. 204.
- DREJLING, L., Die wachsbereitenden Organe bei den gesellig lebenden Bienen, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., 1905, p. 289.
- DUFOUR, LÉON, Recherches sur les Orthoptères, Hyménopt. etc., in: CR. Acad. Sc. Paris, 1841, p. 374.
- FABRE, J. H., Souvenirs entomologiques I—X, Paris 1879.
- FENGER, W. H., Anatomie und Physiologie des Giftappar. bei den Hymenopteren, in: Arch. Naturg., Jg. 29, 1863, p. 139.
- FERTON, CH., Über *Megachile ericetorum* (zit. nach ALFKEN), in: Act. Soc. Linn. Bordeaux, Vol. 48, 1896, p. 5.
- FISCHER, Über die Funktion der Speicheldrüsen der Biene, zit. nach SCHIEMENZ, in: Eichstädt. Bienenztg., 1871, p. 130.
- FÖRSTER, EM., Der Stechapparat der Ameisen. Vergl. anat. Unters., in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat. 1912, p. 347—380.
- FOREL, AUG., Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878, p. 28.
- FRIESE, H., Die Schmarotzerbienen und ihre Wirte, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Syst., 1888, p. 847.
- , Beitr. zur Biologie der solitären Blumenwespen, *ibid.*, Vol. 5, Syst., 1891, p. 751.
- , Die Bienen Europas, Vol. 1—6, Innsbruck, 1895—1901.

- FRIESE, H., Apidae. I. Megachilidae, in: Tierreich, Lief. 28, Berlin 1911.
- , Die Seidenbienen (Colletes) von Zentr.-Europa, in: Arch. Naturg., Jg. 78, 1912, Abt. A., Heft 7, p. 149.
- FRIESE und WAGNER, Zool. Studien an Hummeln, in: Zool. Jahrb., Vol. 29, 1910, p. 1.
- v. FÜRTH, O., Vergl. chem. Physiol. der niederen Tiere, Jena 1903.
- HAASE, Die Abdominalanhänge der Insekten mit Berücksichtigung der Myriapoden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889, p. 331.
- HESELHAUS, FR., Über Arthropoden in Nestern, in: Tijdschr. Entomol., Vol. 57, 1914, p. 62.
- HOFFER, E., Biologische Beobachtungen an Hummeln und Schmarötzerhummeln, in: Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 1881, p. 68.
- , Die Schmarötzerhummeln Steiermarks, *ibid.*, 1888, p. 82.
- JAEGER, G., Über die Bedeutung des Geschmacks- und Geruchsstoffes, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 27, 1876.
- JANET, CH., Pelodera des glandes pharyngiennes d. l. Formica, in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 7, 1894, p. 45.
- , Sur Vespa crabro; Histoire d'un nid depuis s. origine, *ibid.*, Vol. 8, 1895, p. 1.
- , Sur Vespa media, silv., saxonica, in: Mém. Soc. Acad. Oise, Vol. 16, 1895, p. 28.
- , Sur Vespa germ. et vulgaris, Limoges 1895.
- , Syst. glandul. tégumentaire de Myrmica rubra, Paris 1898.
- , Aiguillon de la Myrmica rubra, Paris 1898.
- , Sur les nerfs céphaliques, les Corpora allata etc., in: Mém. Soc. Zool. France, Vol. 12, 1899, p. 295.
- , Observ. sur les Guêpes, Paris 1903.
- , Sur la morphol. de l'insecte, Limoges 1909.
- , Constitution morphol. de la bouche de l'Insecte, Limoges 1911.
- McINDOO, Scent producing organ of honey bee. Mir unbekannt.
- KIRMAYER, R., Bau und Entwicklung der Mundteile bei Vespa vulgaris, in: Morphol. Jahrb., Vol. 39, 1909, p. 1—30.
- KNÜPPEL, A., Über Speicheldrüsen von Insekten, in: Arch. Naturgesch., 1886, p. 269.
- KORSCHULT, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., Vol. 4, Anat., 1891, p. 1.
- KOSHEVNIKOV, G. A., Zur Kenntnis der Hautdrüsen der Apidae und Vespidae, in: Anat. Anz., Vol. 15, 1899, p. 519—528.
- KRAEPELIN, CARL, Untersuchungen über den Bau, d. Entwicklungsgesch. des Stachels der bienenartigen Tiere, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 23, 1873, p. 289.

- KULAGIN, N., Die Länge des Bienenrüssels, in: Zool. Anz., Vol. 29, 1906.
- KÜSTENMACHER, M., Zur Chemie der Honigbildung, in: Biochem. Ztschr., Vol. 30, 1910, p. 237—254.
- LABOULBÈNE, A., Observ. s. l. physiol. de l'aiguillon d. hyménopt., in: CR. Soc. Biol., Vol. 4, 1852.
- LANGER, J., Über das Gift der Honigbiene, in: Arch. exper. Pathol. Pharmacogn., Vol. 38, 1896, p. 381.
- , Bienengift und Bienenstich, in: Bienenvater, Vol. 33, 1901, No. 10.
- , Beurteilung des Bienenhonigs und seiner Verfälsch., in: Arch. Hygiene, Vol. 71, 1909, p. 308.
- LANGHOFFER, Zur Kenntnis der Mundteile der Hymenopteren. Autoref., in: Biol. Ctrbl., Vol. 18, p. 609.
- LEYDIG, FR., Zur Anatomie der Insekten, in: Arch. Anat. Physiol., 1859, p. 33.
- , Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere, Bonn 1883.
- MECKEL, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1846, p. 1.
- MEYER, H., Biologische Verhältnisse einheimischer Hymenopteren zur Winterszeit, in: Verh. nat. Ver. Rheinl. Westfalen, Vol. 69, 1912, p. 342—390.
- METZER, Die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der Biene, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 96, 1910.
- MÜLLER, H., Anwendung der Darwinschen Lehre auf Bienen, in: Verh. nat. Ver. Rheinl. Westfalen, Vol. 29, 1872, p. 1.
- , Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider, Leipzig 1873.
- MÜLLER, M., Zur Biologie unserer Apiden, bes. märk. Osmien, in: Ztschr. wiss. Ins.-Biol., 1907, p. 247 u. 280.
- NASSONOW, O. W., Welche Insektenorgane dürften homolog d. Segmentalorganen d. Würmer sein?, in: Biol. Ctrbl., Vol. 6, 1887, p. 458.
- PECKHAM, G. u. E., Instinkt und Gewohnheit der solitären Wespen, übers. von SCHOENICHEN, Berlin 1904.
- PETERSEN, H., Die Verdauung der Honigbiene, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 145, 1912, p. 121—151.
- PHISALIX, C., Sur la prés. de venin dans les oeufs d. abeilles, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 141, p. 275.
- PISSAREW, Das Herz der Biene, in: Zool. Anz., Vol. 21, 1898.
- RANDOHR, Abhandlungen über die Verdauungswerkzeuge der Insekten, in: Naturf. Ges. Halle, 1811.
- RÉAUMUR, Mém. p. servir à l'histoire des insectes, Vol. 1—6, Paris 1734—1742, bes. Vol. 5.

- REUTER, O. M., Lebensgewohnh. u. Instinkte der Insekten. Übers. von A. u. M. BUCH, Berlin 1913.
- RUDOW, FR., Die Wohnungen der honigsammelnden Bienen, in: Insektenbörse, 1907, Vol. 22.
- , Das Leben der Faltenwespen, Vespidae, in: Entomol. Rundschau, 1913, Jg. 30, No. 12—21.
- , Die Wohnung der honigsammelnden Bienen Anthophil., in: Entomol. Ztschr., Jg. 27, No. 40, p. 1, Sep.
- SCHIEMENZ, P., Über das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 38, 1883, p. 71.
- SCHMIEDEKNECHT, O., Die Hymenopteren Mitteleuropas, Jena 1907.
- SCHÖNFELD, Pastor, Die physiol. Bedeutung des Magenmundes der Honigbiene, in: Arch. Anat. Physiol., 1886, p. 451.
- SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie, Jena 1912.
- v. SIEBOLD, Mitteil. über Speichelorgane der Biene, in: Bienenztg. 1872, No. 23.
- SLADEN, F. W., Scent producing organ in the abdomen of the worker of *Apis mell.*, zit. nach SNODGRASS, in: Entomol. Mag. London, Vol. 38, 1902, p. 208.
- SNODGRASS, R. E., The anatomy of the honey bee, in: U. S. Dep. Agric., Bur. Entomol. Techn. (18), Washington 1910.
- SOLLMANN, Der Bienenstachel, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 13, 1863, p. 528.
- STADLER, H., Die Biologie der Biene, Würzburg 1911.
- STEIN, FR., Vergl. Anatomie und Physiol. der Insekten, Berlin 1847.
- STÖHR, PH., Lehrbuch der Histologie, Jena 1912, 15. Aufl.
- SWAMMERDAM, J., Die Bibel der Natur, Deutsche Ausg., Leipzig 1752.
- VERHOEFF, C., Beiträge zur Biologie der Hymenopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Syst., 1892, p. 732.
- , Zur Lebensgeschichte der Gattung *Halictus*, insbes. eine Übergangsform z. sozial. Bienen, in: Zool. Anz., Vol. 20, 1897, p. 369.
- , Beiträge zur Biologie der Hymenoptera. Untersuch. z. Kenntnis d. biol. Entwickl. der Aculeata mit Rücksicht auf die Colonisation, in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Syst., 1892, p. 680.
- WASMANN, E., Kritisches Verzeichnis d. myrmecophilen und termitophilen Arthropoden, Berlin 1894.
- WESENBERG LUND, C., Traek av LINNÉS Vaegge-Bis (*Anthophora parietina* FABR.), Biologi og Anatomi, in: Entomol. Meddel., Vol. 2, 1889—1890, p. 17.
- WHEELER, W. M., On the appendages of the first abdom. segm. of embryos of Insects, in: Trans. Wisconsin Acad. Sc., Vol. 8, 1892.

- WILL, Die Geschmacksorgane der Insekten, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 42, 1885.
- WOLFF, O. J. R., Das Riechorgan der Bienen nebst Beschreibung des Respirationswerkes d. Hym. etc., in: Nova Acta Leop. Car. Akad., Naturf., 1875, Vol. 38, No. 1, p. 1—251.
- ZANDER, E., Beiträge zur Morphologie des Stachelapparats der Hymenopteren, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 66, 1899, p. 289.
- , Der Bau der Biene. 3. Teil des Handb. der Bienenkunde, Stuttgart 1911.
- , Das Leben der Biene. 4. Teil des Handb. der Bienenkunde, Stuttgart 1913.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch Kopf und Thorax von *Bombus terr.*-♀ in der Höhe des Ösophagus (oe). 20:1. Gezeichnet mit WINKEL's Zeichenapparat für Lupenvergrößerung. *a* Antenne. *all* corpora allata. *br* Brutdrüse. *fl1* Flügelheber. *fl2* Flügelsenker. *gh* Gehirn. *hk* Hinterkopfdrüsen. *mm* Mandibelmuskeln. *oe* Ösophagus. *ph* hinteres Ende des Schlundblättchens. *sp* Kopfabschnitt des Thoraxspeichelganges. *te* Tentorium. *th* Thoraxdrüsen. *tr* große Brusttracheen.

Fig. 2. Medianschnitt durch Kopf und Thorax von *Bombus agrorum*-♀. 10:1. Bezeichnungen wie vorher. *ep* Epipharynx. *gl* Glossaldrüsen. *md* Mandibeln. *oc* Ocelle.

Fig. 3. Schlundblättchen von *Bombus lapidarius*-♀ mit Brutdrüsen. 14:1. Bezeichnung wie vorher. *mü* Mündung der Brutdrüse. *sb* Schlundblättchen. *sf* Sinnesfeld.

Fig. 4. Schlundblättchen von *Apis mell.*-♂ 30:1. *dr* drüsenähnliches Gewebe. *mü* rudimentäre Mündung der Brutdrüse.

Fig. 5. Schnitt durch einen Acinus der Brutdrüse von *Apis mell.*-♀, einer Brutbiene. 180:1. Sekretkanälchen nur außerhalb der Zellen sichtbar. Färbung nach HEIDENHAIN.

Fig. 6. Dasselbe, nur 2 Zellen getroffen. 1100:1. Färbung nach BIONDI. *se* Sekretkanäle.

Tafel 13.

Fig. 7. Brutdrüsenzelle von *Bombus agrorum*-♀. 3./3. 880:1. Färbung nach HEIDENHAIN. *fl* Flaschenbürste des Sekretkanälchens.

Fig. 8. Schematischer Umriß von Schlundblättchen und Pharynxdrüse von *Apis mell.*-♀. 9:1.

- Fig. 9. Dasselbe von *Bombus lapidarius*-♀. 10./6. 9:1.
 Fig. 10. Dasselbe von *Bombus lapidarius*-♂. 9:1.
 Fig. 11. Dasselbe von *Psithyrus rupestris*-♀. 8./8. 9:1.
 Fig. 12. Dasselbe von *Psithyrus campestris*-♂. 9:1.
 Fig. 13. Dasselbe von *Megachile centuncularis*-♀. 18:1.
 Fig. 14. Dasselbe von *Andrena fulva*-♀. 10./4. 18:1.
 Fig. 15. Dasselbe von *Andrena praecox*-♂. 2./4. 18:1.
 Fig. 16. Dasselbe von *Anthophora fulvularis*-♀. 18:1.
 Fig. 17. Dasselbe von *Anthidium manicatum*-♀. 18:1.
 Fig. 18. Dasselbe von *Osmia cornuta*-♀. 18:1.
 Fig. 19. Eine Zelle aus der Pharynxdrüse von *Osmia cornuta*-♀ mit Sekretkanal. 825:1. Färbung: Hämatoxylin nach DELAFIELDS.
 Fig. 20. Schlundblättchen mit Pharynxdrüsen von *Eucera longicornis*-♀. 18:1.
 Fig. 21. Dasselbe von *Vespa vulgaris*-♀. 15:1.
 Fig. 22. Dasselbe von *Hoplomerus laevipes*-♀. 18:1.
 Fig. 23. Drüsenzelle und Sekretkanälchen aus der Pharynxdrüse von *Vespa crabro*-♀. 280:1. Färbung: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN.
 Fig. 24. Längs- und Querschnitt durch Drüsenschlauch der Thoraxdrüsen von *Apis mell.*-♀. 440:1. Subl. HEIDENHAIN.
 Fig. 25. Acinus der Thoraxdrüse von *Colletes daviesanus*-♀. 440:1. Färbung DELAFIELDS + Eosin.
 Fig. 26. Frontalschnitt durch den Thorax von *Vespa vulgaris*-♀. Die Thoraxdrüsen sind umrissen. Phot.
 Fig. 27. Dasselbe, der Schnitt liegt weiter zurück. Phot.

Tafel 14.

- Fig. 28. Schnitt durch die Wand des Reservoirs der Thoraxdrüse von *Apis mellifica*. 880:1. Färb. DELAFIELDS + Eosin.
 Fig. 29. Thoraxdrüse von *Anthidium manicatum*-♀. a Längs- und Querschnitt durch einen Drüsenschlauch. 440:1. b Querschnitt durch den Ausführgang d. 96:1. c wie b, aber 440:1. Färbung nach HEIDENHAIN.
 Fig. 30. Thoraxdrüse von *Andrena albicans*-♂. Längs- und Querschnitt. 440:1. Färbung DELAFIELDS.
 Fig. 31. Acinus der Thoraxdrüse von *Eucera longicornis*-♀. 440:1. Färbung DELAFIELDS. se Sekretkanäle.
 Fig. 32. Dasselbe von *Osmia cornuta*-♀. 880:1. Färbung HEIDENHAIN.
 Fig. 33 u. 34. Dasselbe von *Nylocopa violacea*-♀. 880:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 35. a Dasselbe von *Vespa silvestris*-♀. 15./1. 440 : 1. Färbung HEIDENHAIN. b Ein Teil des Ausführungsganges mit plattigem Epithel und kleinen Intrazellen. Vergr. Färbung wie a.

Fig. 36. Dasselbe wie Fig. 31 von *Vespa crabro*-♀, 30./5. 880 : 1. Färbung HEIDENHAIN. *be* Kerne der Belegzellen. *ka* Sekretkanäle. *ke* Kerne der Drüsenzellen. *se* stark färbbarer Sekretklumpen.

Fig. 37. Dasselbe von *Vespa sylvestris*-♀. 15./1. 880 : 1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 38. Dasselbe von *Vespa vulgaris*-♀. Noch nicht geschlüpft. 880 : 1. DELAFIELDS + Eosin.

Fig. 39. Dasselbe von noch jüngerem ♀ von *Vespa vulgaris*. 550 : 1. Färbung Boraxkarmin.

Fig. 40. Querschnitt durch einen Acinus der Hinterkopfdrüse von *Psithyrus vestalis*-♂. 100 : 1.

Fig. 41. Dasselbe von *Bombus terrestris*-♀. 880 : 1. Färbung DELAFIELDS.

Fig. 42. Querschnitt durch die Mandibeldrüse von *Apis mellifica*-♀. Trachtbienne. 88 : 1. Färbung DELAFIELDS.

Fig. 43. Dasselbe. 440 : 1. Färbung DELAFIELDS.

Tafel 15.

Fig. 44. Dasselbe. 440 : 1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 45. Glossaldrüsenzelle von *Vespa vulgaris*-♀. 440 : 1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 46. Frontalschnitt durch den Kopf von *Vespa vulgaris*-♀ mit Einzeichnung der circumoralen Drüsen *dr*.

Fig. 47. Mandibeldrüsenzelle von *Bombus agrorum*-♀. 5./3. a 440 : 1. b 880 : 1. Färbung HEIDENHAIN nach FLEMMING-Fix. *kn* Knäuel des Sekretkanälchens *se. va* Vakuolen.

Fig. 48. Dasselbe mit der doppelten Wand des Reservoirs von *Bombus terrestris*-♀. 22./1. 440 : 1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 49. Mandibeldrüsenquerschnitt von *Anthidium manicatum*-♂. 88 : 1.

Fig. 50. Dasselbe von *Coelioxys aurolimbata*-♀. 88 : 1.

Fig. 51. Dasselbe von *Osmia cornuta*-♀. 55 : 1.

Fig. 52. Dasselbe von *Vespa crabro*-♀. 440 : 1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 53. Sagittalschnitt durch den Kopf von *Bombus agrorum*-♀. 10 : 1. *md* Mandibel. *mdr* runde Öffnung der Mandibeldrüse. *Mx* Maxille. *pg* Mündungsfeld der Postgenaldrüsen.

Fig. 54. Postgenae der Hummel von innen mit Maxillenträger *mx* und dem Drüsenfeld. 56 : 1. Rechts ist der Zellenbelag abgelöst. *pl* plattiges Epithel. *se* Sekretkanälchen. *ze* Sekretzellen.

Fig. 55. Schema der Postgenaldrüsen.

Tafel 16.

Fig. 56. Samtstreifdrüse von *Andrena fulva*-♀. 10./5. 1200:1. Färbung DELAFIELDS-Eosin. *h* Haar. *ch* Chitin mit Durchbohrungen. *k* Kern der Drüsenzelle. *pf* parallelfädige Struktur des Plasmas.

Fig. 57. Dasselbe von *Andrena clarkella*-♀. 12./3. Nur die Zellschicht ist dargestellt. 1200:1. Färbung DELAFIELDS-Eosin.

Fig. 58. Kopf von *Andrena albicans*-♀ mit dem Samtstreif *st*. 13:1. *a* Augen. *b* Borstensaum.

Fig. 59. Schnitt durch die Wachsdrüsenschicht des 7. Segments von *Osmia bicornis*-♀. 18./2. 880:1. Färbung HEIDENHAIN. *k* Kern einer Intrazelle. *se* deren Sekretkanälchen. *wa* Wachsdrüsenzellen mit den zugehörigen Poren in der Chitindecke.

Fig. 60. Dasselbe schwächer vergrößert. 185:1. *fe* Fettlage.

Fig. 61. Querschnitt durch einen Blindschlauch der postpharyngealen Säcke von *Cerceris ribyensis*-♀. 96:1. *fe* Fettzellen.

Fig. 62. Tracheenversorgung der Wachsdrüsenschicht der Honigbiene. Photogr. nach frischem Präparat. ca. 50:1.

Fig. 63. Stacheldrüsen der Arbeitsbiene. Brutbiene. 20./5. 4:1. *ac* saure Drüse mit Giftblase *bl*. *al* alkalische Drüse. *st* Stachel.

Fig. 64. Dasselbe von einer Bienenkönigin. 4:1.

Fig. 66. Dasselbe von *Bombus agrorum*-♀. 21./6. 4:1.

Fig. 67. Dasselbe von *Bombus terrestris*-♂. 18./6. 4:1.

Fig. 68. Dasselbe von *Psithyrus rupestris*-♀. 4:1.

Tafel 17.

Fig. 65. Dasselbe von *Anthophora acervorum*-♀. 12:1. Bezeichnung wie Fig. 63. *bs* Blindschläuche der alkalischen Drüse.

Fig. 69. Dasselbe nebst Ovar (*ov*) und Darm von *Andrena fulva*-♀. 28./4. 5:1. *ch* Chylusdarm = Ventriculus. *kr* Kropf = Honigmagen. *r* Enddarm.

Fig. 70. Dasselbe (ohne Ovar) von *Osmia cornuta*-♀. 30./5. 4:1.

Fig. 71. Dasselbe von *Halictus quadricinctus*. 29./5. 4:1.

Fig. 71a. Dasselbe von *Halictus malachurus*. 13./8. 4:1.

Fig. 72. Dasselbe wie Fig. 63 von *Megachile ericetorum*-♀. 8:1. 13./7.

Fig. 73. Dasselbe wie Fig. 70 von *Colletes fodiens*. 15./6. 4:1.

Fig. 74. Dasselbe von *Anthidium manicatum*. 10./7. 4:1.

Fig. 75. Stacheldrüsen von *Hoplomerus spinipes*. 8:1.

Fig. 76. Dasselbe von *Coelioxys aurolimbata*. 8:1.

Fig. 77. Dasselbe von *Ichnemon* sp. 8:1.

Fig. 78. Querschnitt durch die Giftdrüse von *Apis mellifica*-♀. 420:1. Färbung DELAFIELDS. *bz* Belegzellen. *c* Zentralkanal. *k* Sekretkanälchen. *dr* große Drüsenzellen.

Fig. 79. Längsschnitt durch dieselbe Drüse. Im Zentralkanal stark gefärbtes Sekret. Bezeichnung wie Fig. 78. 420:1. Färbung HEIDENHAIN + Eosin nach Formolfixierung.

Fig. 80. Dasselbe wie Fig. 78. Sublimatfix. 750:1. Färbung HEIDENHAIN.

Tafel 18.

Fig. 81. Dasselbe von *Bombus agrorum*-♀. 11./3. 825:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 82. Dasselbe von *Bombus agrorum*-♀. Der Schnitt liegt halblängs, weil er einen Bogen getroffen hat. Bei \times ein Blindsack des Zentralkanals. Bei *se* der Eintritt der Sekretkanäle in die Drüsenzelle. 725:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 83. Dasselbe von *Melecta armata*. 420:1. Färbung DELAFIELDS.

Fig. 84. Dasselbe von *Pompilus viaticus*. 825:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 85. Längsschnitt durch diese Drüse bei *Bombus agrorum*-♀. 420:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 86. Querschnitt durch die Giftdrüse von *Vespa crabro*-♀. 420:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 87. Dasselbe von *Vespa germanica*-♀. Die großen äußeren Drüsenzellen sind fortgelassen. 825:1. Färbung DELAFIELDS + Eosin.

Fig. 88. Längsschnitt durch diese Drüse bei *Osmia bicornis*. 420:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 89. Querschnitt durch diese Drüse bei *Cerceris ribyensis*. 560:1. Färbung DELAFIELDS.

Fig. 90. Dasselbe bei *Vespa vulgaris*-♀. 420:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 91. Dasselbe wie Fig. 89 bei *Cerceris*, aber der Schnitt näher an die Giftblase gelegt. 825:1. Färbung DELAFIELDS.

Tafel 19.

Fig. 92. Schnitt durch die Wand der alkalischen Drüse bei einer jungen Bienenkönigin. 420:1. Färbung DELAFIELDS. *c* Drüsenepithel. *i* Intima. *m* einzelne Muskelchen.

Fig. 93. Dasselbe bei *Bombus agrorum*-♀. 10./3. 420:1. Färbung HEIDENHAIN. Bezeichnungen wie Fig. 92. *tr* Tracheen.

Fig. 94. Querschnitt durch einen Blindschlauch der alkalischen Drüsen von *Anthophora acervorum*. 225:1. Färbung DELAFIELDS.

Fig. 95. Querschnitt durch die alkalische Drüse bei *Osmia cornuta*. 225:1.

Fig. 96. Dasselbe stärker vergrößert. Bei *iv* dorn- oder hakenförmige Vorsprünge der Intima. 440:1. Färbung HEIDENHAIN.

Fig. 97. Dasselbe von *Melecta armata* mit ziemlich starkem Muskelbelag. 440:1. Färbung DELAFLIELDS.

Fig. 98. Dasselbe von *Andrena albicans*. 100:1.

Fig. 99. Dasselbe von *Vespa vulgaris*-♀. 440:1. Färbung DELAFLIELDS.

Fig. 102. Spirakelplatte (= 8. Tergit) von *Vespa vulgaris*-♀ mit Hautdrüsen und Stigma. 15:1.

Fig. 103. Hautdrüsenzelle (Schnitt) vom 6. Segment von *Xylocopa violacea*-♀. 440:1. Färbung DELAFLIELDS.

Fig. 107. Drüsenzelle und Epithel des 6. Sternits von *Bombus agrorum*-♀. 420:1. Färbung DELAFLIELDS.

Fig. 109. Längsschnitt durch den Drüsensack am 7. Sternit von *Anthidium manicatum*-♀. 30:1. *dr* Intrazellen. *ps* Palisadenzellenschicht. *se* Sekret.

Tafel 20.

Fig. 100. Sternite 3—7 der Hummel (*B. terrestris*-♀) mit den Hautdrüsen *hd* und den intersegmentalen Drüsenhaufen *dh*. Die Hautdrüsen sind nur durch ihre Sekretkanäle (kurze Striche) markiert. 5:1.

Fig. 101. Dasselbe von *Vespa crabro*-♀. 4:1.

Fig. 104. Ecke des 6. Tergits von *Vespa vulgaris*-♀. 18:1. *hd* Hautdrüsen. *st* Stigma.

Fig. 105. Cribrum der Hautdrüsen vom 6. Sternit von *Vespa vulgaris*-♀. Photogr. ca. 40:1.

Fig. 106. Einzelheiten dieser Drüsen, stärker vergrößert. 420:1. Färbung HEIDENHAIN. *be* Belegzellen der Sekretkanälchen *se. bl* Blutzellen. *ch* Chitin mit Kanälen. *hy* hypodermale (epidermale) Zellenlage. *ze* Drüsenzellen.

Fig. 108. 6. Sternit von *Osmia cornuta*-♂ mit den Drüsenhaufen. Die Intersegmenthäut liegt in ihrer Ruhelage, also auf dem Sternit. 20:1.

Fig. 112. Schrägschnitt durch den Drüsensack von Fig. 109 links. Die Fettwürstchen des Sekrets sind quer getroffen. 150:1. Photogr. 150:1. Erklärung s. Fig. 114.

Tafel 21.

Fig. 110. Wie Fig. 106. Photogr. 300:1.

Fig. 111. 7. Sternit von *Anthidium manicatum*-♀, rechts von außen, links von innen gesehen, mit dem Drüsensack. 23:1.

Fig. 113. Intima dieses Sackes mit fingerhutförmigen Näpfen. 520:1. *se* Sekretkanäle; bei \times ist ein Querschnitt durch die Intima und das darunterliegende Epithel angeschlossen.

Fig. 114. Wie Fig. 109, stärker vergr. 560:1. Färbung HEIDENHAIN-Eosin. *na* Näpfe in der Intima. *ps* Palisadenepithel, über dem die Intima fein durchlöchert ist. *se* Sekretkanäle von den Intrazellen. *sm* Sekret, dessen Maschen hier längsgeschnitten sind.

Fig. 115. Ein Beispiel sehr unregelmäßiger Anordnung der Näpfe. Vgl. Fig. 113. 375:1.

Fig. 116. Flachschnitt durch die Segmentaldrüse von *Andrena flavipes*-♀. 5. Segment. 75:1. Färbung DELAFIELDS-Orange.

Fig. 117. Einzelne Zelle einer Hautdrüse von *Colletes daviesanus*-♀. 825:1. Färbung DELAFIELDS-Eosin.

Fig. 118. Querschnitt durch die Wand der Segmentaldrüse von *Andrena nitida*-♀. 420:1. Färbung DELAFIELDS. *s* Sekret.

Fig. 120. Cribrum der Hautdrüsen von *Colletes*-♀. 6. Segment. 550:1.

Tafel 22.

Fig. 119. Hinterbein von *Anthophora acervorum*-♀ *a* von außen, *b* von innen gesehen. 9:1. *bp* Borstenpinsel. *br* Bürste.

Fig. 121. Letztes (freies) Tergit von *Anthophora acervorum*-♀ mit der Pygidialplatte, der „Kelle“ der Pelzbiene. 15:1.

Fig. 122. Letztes Sternit derselben. 15:1. *bp* Borstenpinsel.

Fig. 123. Abdomen und Hinterbeine von derselben. 5:1.

Fig. 124. Letzte Segmente von *Cerceris ribyensis*-♀. 15:1.

Fig. 125. Zungenhaare von *Vespa vulgaris*-♀ in Frontal- und Seitenansicht. 75:1.

Fig. 126. Eine Sandgrubenwand bei Bonn mit den Vorbauten von *Hoplomerus spinipes*. Photogr. ca. 1:10.

Fig. 127. 3 Vorbauten von *Anthophora parietina*. Lößwand, Bonn. Photogr. ca. 1:5.

Fig. 128. Vergleichende Zusammenstellung der Speicheldrüsen von a Honigbiene. b Andrene. c Wespe. Schematisiert. *Co* circumorale Drüsen. *gl* Glossaldrüsen. *fr* Samtstreifdrüse. *lb* Mündung der Labialdrüsen. *md* Mandibeldrüse. *ph* Pharynxdrüse. *pc* Hinterkopfdrüse. *th* Thoraxdrüse.

Bei den Lupenvergrößerungen bis zu 50:1 wurde der WINKEL'sche Zeichenapparat verwandt, bei den Mikroskopvergrößerungen ein kleiner ABBE'scher Zeichenapparat ohne Zeichentisch. Ich arbeitete mit WINKEL's Fluoritsystemen, aber in schwierigeren Fällen habe ich fast überall mit einem ZEISS-Apochromaten (homog. Immersion) nachgeprüft, auch danach Eintragungen in die Zeichnung gemacht. Deshalb ist es wohl überflüssig, in den einzelnen Fällen den optischen Apparat anzugeben. Die Mikrophotographien wurden mit gewöhnlichen Okularen (Balgauszug ca. 20 cm), die NESTAufnahmen mit einer kleinen Ica-Kamera hergestellt.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Der Hypoglossus der Vögel.

Von

Dr. Franz Groebbels.

(Aus dem Neurologischen Institut Frankfurt a. M.
Direktor: i. V. Prof. GOLDSTEIN.)

Mit 3 Abbildungen im Text.

Über den Hypoglossus der Vögel liegen bis heute keine übereinstimmenden Resultate vor. Es decken sich die anatomisch-mikroskopischen Erhebungen der verschiedenen Autoren nicht mit den daran geknüpften physiologischen Erörterungen des Problems. Es decken sich vor allem nicht die Ergebnisse der Degenerationsmethode mit den am normalen Präparat erhobenen Befunden. Darum schien mir ein weiteres Studium der Frage an Hand eines größeren Materials berechtigt.

Meine im folgenden niedergelegten Untersuchungen sind zwar wie die meisten der früheren Autoren ausschließlich an normalen Präparaten angestellt, haben daher nicht den Wert der Sicherheit, wie ihn die Degenerationsmethode bietet. Ich suchte aber dadurch, daß ich einmal die Markscheidenbildung verfolgte und ferner die vergleichende Anatomie des Vogelgehirns in ausgiebiger Weise in den Bereich meiner Betrachtungen zog, die Wahrscheinlichkeit meiner Beobachtungen erheblich zu verdichten, besonders auch biologische Gesichtspunkte zu gewinnen.

Dem Gang meiner Untersuchungen legte ich folgende Disposition zugrunde:

I. Mikroskopisch-anatomischer Teil.

1. Gibt es einen oder mehrere zentrale Endstätten des Hypoglossus und besteht irgendeine mikroskopisch-anatomische Beziehung zwischen Vagussystem und Hypoglossussystem?

A. Kernverhältnisse.

B. Faserverhältnisse.

2. Zusammenfassung der mikroskopisch-anatomischen Befunde.

II. Physiologisch-biologischer Teil.

1. Welche Funktion hat der Hypoglossus beim Vogel?

2. Gibt es Beziehungen, welche auf eine Parallele zwischen mikroskopisch-anatomischen Befunden und physiologischer Funktionsbreite hinweisen?

A. Vergleichende mikroskopische Anatomie.

B. Markscheidenentwicklung.

3. Zusammenfassung der physiologisch-biologischen Probleme.

I. Mikroskopisch-anatomischer Teil.

Die Untersucher, die ihre Auffassung auf normale Präparate gründeten, nahmen teils einen Hypoglossuskern an, der in direkter Fortsetzung des Vorderhornes liegen sollte, ich nenne STIEDA (13), GADOW (4), KREIS (11) und TURNER (14).

Andere Autoren aber, KOCH (9), BRANDIS (1) und SINN (12), ebenso KAPPERS (7, 8) und EDINGER (3), sprachen von 2 Kernen, einem ventralen in direkter Fortsetzung des Vorderhornes, und einem dorsalen am Orte des klassischen Hypoglossuskerns der Säuger. BRANDIS (1) fand den dorsalen Kern um so stärker, je schwächer der ventrale erschien.

Mit der um vieles überlegenen Degenerationsmethode traten KOSAKA u. JAGITA (10) an diese Frage heran. Ihre Ergebnisse standen zu den aus normalem Präparat gewonnenen in bemerkenswertem Widerspruch. Die Autoren untersuchten mit der NISSL-Methode die Oblongata von Huhn, Ente und Taube, nachdem diesen Tieren kurz vorher verschiedene Teile des Hypoglossus reseziert worden waren. Sie stellten fest: es gibt nur einen Hypoglossuskern. Er liegt lateral vom Zentralkanal an der Stelle des klassischen Hypoglossuskerns der Säuger. Die Vorderhornfortsetzung, die von allen

übrigen Autoren als Hypoglossuskern überhaupt oder als ventraler Hypoglossuskern angesprochen wurde, steht zum Hypoglossus in keiner Beziehung. Was die Beziehung des Vagussystems zum Hypoglossussystem betrifft, so glaubte sich BRANDIS (1) auf Grund seiner Untersuchungen berechtigt, dem dorsalen Hypoglossuskern zugleich Anteil am Vagus kern zuzuschreiben, und schlug deshalb für ihn die Bezeichnung „gemeinschaftlicher Vagus-Hypoglossuskern“ vor. Unter den neueren Autoren hat KAPPERS (7, 8) die Anschauung von BRANDIS wieder aufgenommen und für den gemeinschaftlichen Vagus-Hypoglossuskern die Bezeichnung „Nucleus intermedius“ geprägt. KOSAKA u. JAGITA (10) dagegen hielten auf Grund ihrer Degenerationsversuche eine Beziehung des Hypoglossus zum Vagus für unwahrscheinlich.

A. Kernverhältnisse.

1. *Columba domestica* L. NISSI-Färbung.

Schnitt 1 in der Höhe des Accessorius. Unmittelbar unter dem Zentralkanal zu beiden Seiten der Mittellinie ist das dorsale Längsbündel als helles Feld sichtbar. Zu beiden Seiten am Rande oder in der nach außen konkaven Kontur dieses Feldes etwas ventral vom Zentralkanal liegen 2 Zellengruppen, eine innere dorsale aus stärker gefärbten polygonalen großen Zellen und eine sich der 1. unmittelbar ventrolateral anschließende Gruppe, die noch größere Zellen mit deutlichem Kern enthält. Unmittelbar lateral an diese beiden Zellenanhäufungen grenzen sehr kleine spindelförmige schwach gefärbte Zellen. Nach meiner Auffassung, die ich unten weiter begründen werde, haben wir hier die 3 Kerngruppen des 1. Cervikalnerven vor uns. Seitlich in der Höhe des Zentralkanals etwas außen liegt eine längliche Zellsäule aus zerstreut und locker angeordneten spindeligen Zellen, wohl der Kern des Accessorius. Direkt nach innen von dieser Zellsäule, sich in der Mittellinie über dem Zentralkanal berührend, sind kleinere rundliche Zellen zu sehen, die den Zellen des Accessorius an Färbbarkeit ungefähr gleichkommen und als Vaguszellen anzusprechen sind. Schnitt 2 frontalwärts. Das Zellenband des Accessorius schickt in der Höhe des Zentralkanals einige Zellen fast bis zur Mittellinie und berührt die stärker gefärbten rundlichen Zellen über dem Zentralkanal, die dem motorischen Vagus angehören dürften. Die intermediäre laterale Zellengruppe 3 läßt sich nicht mehr scharf vom Accessoriuskern trennen. Schnitt 3. Das Accessoriuskernband stößt hier innen oben an den Vagus kern, unten an die gleich gefärbte und wohl noch Accessorius darstellende Zellengruppe unmittelbar neben dem Zentralkanal. Schnitt 4. Die Accessoriussäule wird undeutlich. Die Vaguszellen gruppieren sich zu einem in der Mittellinie sich berührenden Bande gut gefärbter mittelgroßer rundlicher Zellen mit undeutlichem Kern. Schnitt 5. Die beiden Cervikalgruppen sind beträchtlich weiter zentral gerückt, so daß die Gruppe 1 und

2 mehr nebeneinander zu liegen kommen. Gruppe 3 liegt jetzt direkt über den beiden. Vom Accessoriuskern sind nur noch einige Zellen zu sehen. Die Vaguszellensäule hat sich beiderseits zu einem noch längeren Bande ausgezogen, das einen nach oben konkaven Rand bildet. Die Zellen zeigen teilweise noch Spindelcharakter. Direkt seitlich vom Zentralkanal treten nun an der Stelle des Accessorius beiderseits etwa 12 stark gefärbte spindelförmige Zellen auf, die an Größe etwa zwischen Vaguszellen und Vorderhornzellen stehen. Die Olive wird eben sichtbar. Wir haben in den stark gefärbten Zellen den beginnenden Hypoglossuskern vor uns. Schnitt 8. Die cervikalen Gruppen 1 und 2 liegen hier fast nebeneinander. Schnitt 9. Das Vaguszellenband wird rundlich, im Hypoglossuskern 20 Zellen zu zählen, cervikale Gruppe 2 nimmt ab. Schnitt 10. Der Zentralkanal eröffnet sich. Am Vaguszellenband läßt sich ein dorsales Band stärker gefärbter Zellen unterscheiden, das als sensibler Vagus Kern zu bezeichnen sein dürfte. Die Hypoglossuszellen, etwa 15, liegen jetzt in der Höhe der Spitze des dorsalen Längsbündels. Schnitt 11. Cervikalgruppe 2 ist bis auf einige Zellen verschwunden. Das Vagusband besteht jetzt aus sehr dicht stehenden stärker gefärbten länglichen spindelförmigen Zellen, die etwas kleiner sind als die bisher beobachteten. Das Kernareal des Hypoglossus sinkt auf 12 Zellen herab. Schnitt 13 ff. in den nächst folgenden Schnitten schwindet allmählich die cervikale Gruppe 1, vorher der Hypoglossuskern, nachdem er lateral gerückt ist und seine Zellen spärlicher wurden.

Zusammenfassung: Kerne der Vorderhornfortsetzung. Cerv 1. Wir unterscheiden 3 Zellanhäufungen: 1. eine mediodorsale, 2. eine ventrolaterale und 3. eine intermediäre laterale Gruppe. Frontal schwinden sie in der Reihenfolge 2, 3, 1.

Kern des Hypoglossus. Er tritt in der Fortsetzung der Accessoriussäule auf, der Vagus Kern ist von der Accessoriussäule gut getrennt. Die Zellen des Hypoglossuskernes sind größer und stärker gefärbt als die des Accessoriuskernes. Er rückt frontal mehr lateral und schließlich ganz lateral, um dann zu schwinden. Ein Zusammenhang mit dem Vagus Kernsystem besteht nicht.

Die Kernteile des Vagus sind spärliche rundliche Zellen, wohl den motorischen Anteil des Vagus Kernes darstellend, und ein sensibler, sehr zellenreicher, der zuerst unter dem motorischen Vagus Kern auftritt. Der Vagus Kern reicht frontal über den Hypoglossuskern hinaus. Diese Beobachtungen stimmen mit den von KOSAKA u. JAGITA (10) an der Taube gewonnenen Resultaten gut überein. Nach diesen Autoren hat der Hypoglossuskern einen Isthmus, was ich nach Durchsicht meiner Präparate bestätigen möchte. Bei der Taube erstreckt der Hypoglossuskern sich nicht so weit wie die Vorderhornfortsetzung und tritt frontaler als der Vagus Kern auf. Eine

Trennung des Vagus- und Hypoglossuskernes ist überall deutlich. Im Niveau des unteren Hypoglossuskernes liegen einige Zellen, die degenerativ nichts mit dem Hypoglossus zu tun haben und nach oben genannten Autoren „vielleicht mit dem Seitenstrangkern der Säuger zu identifizieren“ sind. Es ist hier wahrscheinlich der Accessoriuskern oder die Cervikalgruppe 3 gemeint. Wichtig ist, daß das Hypoglossuskernareal etwa dreimal so klein erscheint als der Vagus-kern.

2. *Fringilla coelebs* L. NISSL-Färbung.

Zusammenfassend läßt sich sagen: das Accessoriuskernband bildet deutlich einen Isthmus gegen den Hypoglossuskern. Dieser ist als direkte Fortsetzung des Accessoriuskernes zu betrachten. Auch hier ist der motorische Vagus-kern vor dem Auftreten des Hypoglossuskernes sichtbar. Der Hypoglossuskern zerfällt frontocaudal in 2 sehr zellreiche Abteilungen. Sein frontales Ende ist nicht mit Sicherheit zu verfolgen. Seine caudale Abteilung ist die bei weitem zellreichere. Nirgends besteht eine Beziehung zum Vagus-kern, weder durch Anlagerung noch durch Zellwanderung. Die cervikalen Portionen 1 und 2 sind nicht deutlich voneinander getrennt, 2 schwindet auch hier vor 1, die cervikale Gruppe 1 vor dem Hypoglossuskern. Also haben wir caudofrontal die Reihe: die cervikale Säule, Accessoriuskern, motorischer Vagus-kern, Kern des Hypoglossus. Der Vagus-kern ist hier etwas kleiner als das Kerngebiet des Hypoglossus.

3. *Cathartes aura* L. Nesthocker, eben im Stadium, das Nest zu verlassen. Färbung nach WEIGERT-PAL.

1. Erster Schnitt in der Höhe der Accessoriuskernsäule. Man sieht lateral etwas vom Zentralkanal entfernt in gleicher Höhe ein fast quer gestelltes Zellenband, das aus verschiedenen Zellentypen besteht. Direkt ventral schließt sich diesen Zellen das Vorderhornareal an. Wir können auf dem Schnitt 2 Typen unterscheiden, große, rundliche, polygonale, sehr helle Zellen mit deutlichem hellen Kern. Sie nehmen die ganze Innenseite des Vorderhornes ein. Kleinere dunkel gefärbte spindelförmige Zellen, sie liegen hauptsächlich in der ventromedialen Kante; endlich noch etwas kleinere dunkel gefärbte spindlige, die sich zwischen Accessoriusband und Vorderhorn schieben und wohl einen cervikalen Anteil darstellen. Auf dem 4. Schnitt frontalwärts sind die großen hellen blasigen Zellen bis auf die dorsomediale Schicht geschwunden. Die kleineren dunkel gefärbten bilden jetzt 2 deutliche Gruppen, eine kleinere dorsomediale, die sich den hellen großen Zellen ventral anschließt und eine größere latero-ventrale Gruppe. Wir haben hier die Gruppen 1 und 2 des cervikalen Anteiles vor uns. Auf dem 9. Schnitt tritt die untere Olive auf; auf dem 13. Schnitt zeigt sich dorsal vom Zentralkanal der motorische Vagus-kern. Auch hier finden sich noch helle große Zellen vom Vorderhorn-

typus. Auf dem 16. Schnitt liegt ventral seitlich vom Zentralkanal eine deutliche Gruppe von Zellen, die vielleicht die frontale Fortsetzung des Accessoriuskerns darstellt, mit dem Hypoglossuskern wenigstens in keiner Beziehung steht. Auf dem 26. Schnitt tritt direkt lateral vom Zentralkanal dorsal von der oben erwähnten fraglichen Gruppe eine neue Zellengruppe auf. Es handelt sich um den Hypoglossuskern. Seine Zellen sind etwas kleiner als die der vermutlichen Accessoriuskernfortsetzung und erreichen auch die Vorderhornzellen an Größe nicht. Der Vagus-kern ist hier gut doppelt so groß wie der Hypoglossuskern. Mit dem Auftreten dieses Kernes wird die fragliche Accessoriuskernfortsetzung undeutlich und schwindet. Auf dem 40. Schnitt ist der Hypoglossuskern bereits undeutlich, der Vagus-kern zeigt einen mäßig gefärbten Zellentypus mit deutlichen Kernen. Auf dem 48. Schnitt ist vom Hypoglossus nichts mehr zu sehen. Der Vagus-kern ist noch groß und deutlich.

Zusammenfassung: Die cervikale Gruppe 1 schwindet auch hier am spätesten. Der Accessoriuskern bildet ein Zellenband, dem sich der Hypoglossus nach vorn zu anschließt. Der Vagus besitzt einen motorischen Kern mit kleinen spindligen Zellen und einen frontaler gelegenen großen sensiblen Kern mit größeren Zellen. Der Vagus-kern ist vom Hypoglossuskern überall deutlich getrennt und durch Größe und Form seiner Zellen wohl unterschieden. Der Hypoglossuskern tritt in der frontalen Fortsetzung des Accessoriuskernes auf, frontaler als der Vagus-kern, schwindet früher als dieser und ist in Gesamtheit etwa $\frac{1}{4}$ so groß.

4. *Gallus domesticus* L. Färbung nach WEIGERT-PAL. Präparate mit Markscheidenentwicklung.

10 Tage 7 Stunden im Ei. Man sieht deutlich abgegrenzt die cervicalen Gruppen 1 und 2, die beiden Gruppen rücken frontalwärts an dem dorsalen Längsbündel dorsal hinauf. Deutlich ist der Hypoglossus- und Vagus-kern, letzterer caudal motorisch, frontal sich zum sensiblen Vagus-kern ausdehnend. Vagus- und Hypoglossuskern treten gleichzeitig auf. Die cervikale Gruppe 1 schwindet auch hier am frontalsten. Die Accessoriuskernsäule und die cervikale Gruppe 3 sind noch nicht deutlich.

11 Tage 7 Stunden im Ei. Zum erstenmal sieht man hier die schräg verlaufende Accessoriuskernsäule, die sich dorsomedial zwischen motorischem Vagus-kern und Hypoglossuskern hineinschiebt.

12 Tage im Ei. Die Accessoriuskernsäule zeigt hier sehr deutlichen Zellencharakter.

13 Tage im Ei. Hier liegen die Verhältnisse folgendermaßen. Wir sehen caudal 3 Zellengruppen, eine kleine dorsomediale, eine größere direkt lateral davon und eine noch umfangreichere ventrolaterale Gruppe. Dorsal von diesen 3 Gruppen wird das Vorderhorn von einer diffus angeordneten Zellengruppe eingenommen. In der Höhe des Zentralkanals dicht seitlich

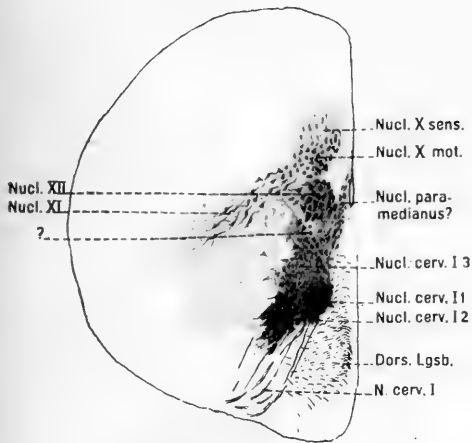


Fig. A. *Gallus domesticus* 13 Tage im Ei.

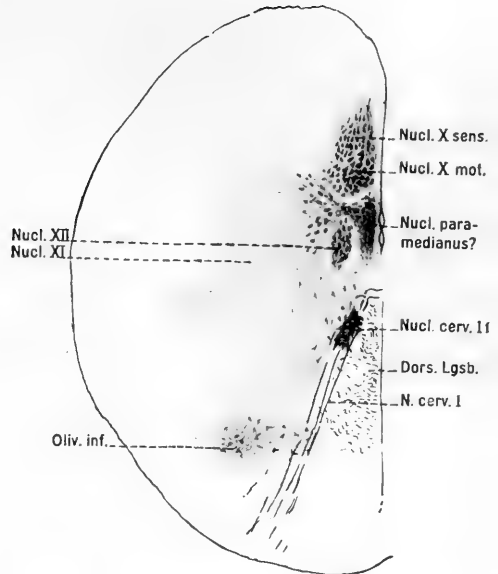


Fig. B. *Gallus domesticus* 13 Tage im Ei.

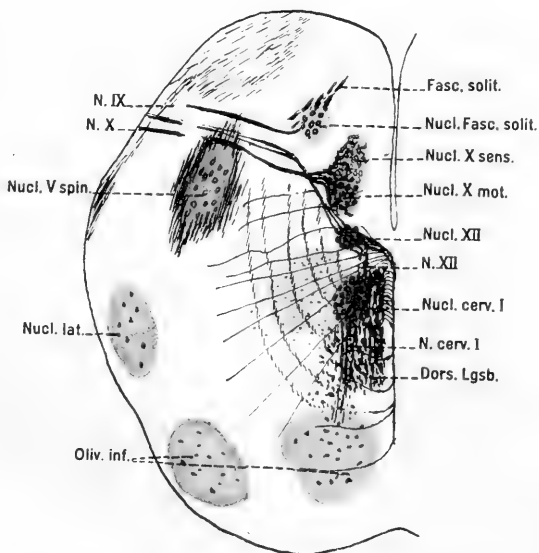


Fig. C. *Gallus domesticus* 19 Tage im Ei.

liegt eine Anhäufung dunkler Zellen. Schließlich finden wir eine Gruppe kleinerer Zellen dorsal vom Zentralkanal, den motorischen Vagus kern. Von einem Accessorius kernstab ist nichts zu sehen. Auf dem 2. Schnitt von hier aus frontal tritt der Hypoglossuskern ventral deutlich hervor. Auf dem 4. Schnitt treten unmittelbar zwischen Zentralkanal und Hypoglossuskern kleine Zellen auf; vielleicht haben wir hier einen Nucleus paramedianus vor uns. Auf Schnitt 5 (Fig. A) sind die Verhältnisse sehr deutlich. Auf Schnitt 7 tritt die untere Olive auf. Die cervikale Gruppe 2 schwindet, Gruppe 1 ist noch deutlich zu sehen. Der Vagus kern hat sich dorsal mächtig ausgedehnt, der Hypoglossuskern ist bereits im Abnehmen begriffen. Die diffuse cervikale Gruppe 3 ist bis auf einige Zellen geschwunden. Auf Schnitt 8 (Fig. B) kann man am Vagus kern deutlich den motorischen und sensiblen Anteil unterscheiden. Die Zellen des fraglichen Nucleus paramedianus schieben sich mit ihrer dorsolateralen Ausbuchtung zwischen Vagus- und Hypoglossuskern hinein und bewirken so eine deutliche Trennung. Die übrigen Entwicklungsstadien geben nichts Neues. Fig. C zeigt die Verhältnisse am 19. Tage im Ei. Hier sieht man deutlich, daß der Vagus kern gut 3mal so groß ist wie der Hypoglossuskern.

B. Faserverhältnisse.

Zum Verständnis des Faserverlaufes des Hypoglossus wurden ausschließlich die Präparate von *Gallus domesticus* benutzt. Vogel 12 Tage im Ei. Man sieht hier Fasern aus dem 1. Cervikalnerven zu Gruppe 1 und 2 ziehen, einige Fasern ziehen dorsal weiter und biegen nach der Mittellinie um, es handelt sich vielleicht um Fasern aus der vorderen Wurzel zum Vorderhorn der anderen Seite.

13 Tage im Ei. Hier sieht man Fasern auch im dorsalen diffusen Teil 3, teilweise von der anderen Seite kommend. Noch kein Faserzug ist deutlich in den Hypoglossuskern verfolgbar.

15 Tage im Ei. Raphéfasern liegen über der Accessorius kernsäule und dem Hypoglossuskern. Ihr Verlauf läßt sich nicht bestimmt angeben.

16 Tage im Ei. Die ersten Fasern lassen sich hier aus dem Cerv. 1 in den Hypoglossuskern verfolgen.

17 Tage im Ei. Hier sind die Fasern zum Hypoglossuskern im Verhältnis zur mächtigen Entwicklung des 1. Cervikalnerven und seiner Kreuzung noch sehr spärlich.

19 Tage im Ei. Hypoglossus, Vagus und Accessorius schon sehr deutlich. In den späteren Stadien bleibt das Bild im wesentlichen dasselbe. Mit unserer Annahme nur eines Hypoglossuskernes am Orte des klassischen Hypoglossuskernes der Säuger ändern sich die Faserverhältnisse des Hypoglossus ziemlich wesentlich; es gehören früher mit dem „ventralen“ Hypoglossuskern in Beziehung gebrachte Faserzüge wahrscheinlich nicht diesem Nerven an. So die gekreuzte Hypoglossuswurzel, die Verbindung des Hypoglossus mit höheren Zentren, die von WALLENBERG degenerativ festgestellten Fasern des dorsalen Längsbündels zur dorsomedialen Gruppe dieses Kernes (unsere Gruppe 1). Es soll damit nicht gesagt sein, daß

derartige Verbindungen nicht existieren; wir werden nur andere Beziehungen zu suchen haben.

Die einzige Faserverbindung, welche unser Hypoglossuskern eingeht, ist eine solche mit dem Vagus Kern. Doch ist auch diese ohne degenerative Methode nicht einwandfrei. Wir werden sie im II. Teile dieser Arbeit näher betrachten.

2. Zusammenfassung der mikroskopisch-anatomischen Befunde. Versuchen wir unsere bisherigen Beobachtungen kritisch zusammenzufassen. Wir glauben, die mikroskopisch-anatomischen Fragen in folgender Weise beantworten zu müssen.

1. Es gibt nur einen Hypoglossuskern. Er liegt seitlich oder seitlich ventral vom Zentralkanal über oder in den dorsalsten Raphefasern und entspricht seiner Lage nach dem klassischen Hypoglossuskern der Säuger. Er ist identisch mit dem gemeinschaftlichen Vagushypoglossuskern BRANDIS (1) und dem Nucleus intermedius KAPPERS (78). Auf NISSEL-Präparaten lassen sich an ihm, wie KOSAKA u. JAGITA (10) behaupteten, 2 in sagittaler Richtung liegende Zellengruppen unterscheiden, eine caudale große und eine frontale kleine. Beide Gruppen sind durch ein Band spärlicher Zellen, den sogenannten Isthmus Hypoglossi, miteinander verbunden. Die Degenerationsversuche dieser beiden Autoren machten es sehr wahrscheinlich, daß wir in dem größeren Abschnitt die Endstätte des Ramus laryngeus, in dem kleineren die des Ramus laryngolingualis zu erblicken haben. Der ventrale Hypoglossuskern der früheren Autoren ist mit KOSAKA u. JAGITA (10) als Vorderhornanteil aufzufassen. An allen von mir untersuchten Vögeln kann man an ihm eine mediodorsale, eine ventrolaterale und eine intermediäre laterale Zellengruppe unterscheiden. Die letztere schwindet frontal zuerst, die mediodorsale Gruppe ist am weitesten frontal zu verfolgen. An manchen Präparaten, so dem vom Haushuhn und vom Truthahngerier sieht man ganz caudal die mediodorsale Zellenanhäufung aus 2 Gruppen bestehend, die weiter frontal zu einer verschmelzen. Bei den meisten Arten schiebt sich diese mit dem Eintritt in frontale Schnitte dorsal am Rande des dorsalen Längsbündels hinauf. Die Markscheidenentwicklung am Hühnchen legt einmal nahe, daß der ventrale Hypoglossuskern der Autoren mit dem Hypoglossus nicht in Beziehung steht. Die Markscheidenbildung in den Vorderhörnern geht der im Hypoglossus um 4 Tage voraus. Zugegeben, es gäbe einen ventralen Kern, so würde danach also seine Markscheidenentwicklung

um 4 Tage früher erfolgen als die im dorsalen Kern. Eine solche Differenz in der Markscheidenentwicklung beider Kerne scheint uns aber, selbst eine Funktionsdifferenz vorausgesetzt, unwahrscheinlich. Fassen wir dagegen den Hypoglossuskern in seiner Funktion als einheitlich motorisch auf und lokalisieren ihn restlos in den dorsalen Kern, so erklären sich auch die Befunde der Markscheidenentwicklung ohne weiteres, so erklärt sich vor allem auch, wie wir noch sehen werden, die Markscheidenentwicklung des Hypoglossus im Gesamtbild der Markscheidenbildung der Medulla oblongata.

2. Bezüglich der Beziehungen des Vagus und Hypoglossus zueinander stimme ich KAPPERS (7, 8) nicht bei, glaube vielmehr, daß eine celluläre Beziehung zwischen Vagusanteil und Hypoglossuskern nicht besteht. KOSAKA u. JAGITA (10) fanden nur einmal bei einer Taube nach Resektion des Nervus vagus eine veränderte Zelle im Gebiet des Hypoglossuskerns. Sie halten diese Veränderung für physiologisch, KAPPER'S (7, 8) nicht. Meiner Meinung nach läßt sich aus der Deutung dieses einzelnen Befundes kein Schluß für oder gegen ziehen, um so weniger, als die Befunde der beiden erstgenannten Autoren im übrigen eindeutig sind, und wie wir noch sehen werden, auch meine Untersuchungen durchaus für erstere Anschauung sprechen. Wie besonders Nissl-Präparate zeigen, ist der Hypoglossuskern entweder überall durch ein zellenfreies Gebiet gut getrennt, oder aber er berührt caudal den Vagus Kern, um auf frontaleren Schnitten sich ventralwärts von ihm zu entfernen. Immer aber — das gilt für alle von mir untersuchten Vögel — ist der Hypoglossuskern durch die Größe seiner Zellen gegenüber dem Vagus Kern gut charakterisiert, und dies noch mehr, als der caudale motorische Anteil des Vagus, der hier allein in Betracht kommt, aus besonders kleinen rundlichen Zellen besteht. Eine Vermischung beider Kerne hätte also auffallen müssen, ließ sich aber an keinem meiner Präparate feststellen. Als weiterer Punkt kommt hinzu, daß sich bei manchen Arten, so beim Haushuhn, eine Anhäufung kleiner Zellen, wir nennen sie „Nucleus paramedianus“, mit ihrer Fortsetzung zwischen beide Kerne schiebt. Noch in einem anderen Punkte stimme ich KAPPERS (7, 8) nicht bei. Er hat einen ventrolateralen Vagusanteil beschrieben, der seiner Lage nach meinem Accessoriuskern entsprechen dürfte. Ohne meine Ansichten als sicher hinstellen zu wollen, halte ich doch daran fest, in dieser seitlichen Zellensäule den Accessoriuskern zu erblicken;

gegen einen Zusammenhang mit dem Vagussystem spricht auch hier die Markscheidenbildung. Es treten nämlich in dieser Zellensäule die Fasern früher auf als im Vagus Kern. Diese Kernsäule geht, wie KAPPERS richtig bemerkt, frontalwärts unmittelbar (KAPPERS' Nucleus intermedius) in meinen Hypoglossuskern über. Die Anschauung von BRANDIS (1), der den dorsalen Hypoglossuskern als Fortsetzung des spinalen Accessoriuskernes betrachtet, kann ich unter gewissen Modifikationen teilen. Hier möchte ich noch bemerken, daß bei manchen Arten ventral vom Hypoglossuskern Zellen liegen, die anscheinend keine Beziehung zum Accessorius haben. KOSAKA u. JAGITA (10) fanden ähnliches an ihren Präparaten. Der Vagus Kern besteht aus einem caudalen Anteil kleinerer Zellen, dem motorischen Vagus Kern. Frontal schließt sich ohne genaue Trennung der bedeutend größere sensible Kern an, der aus etwas größeren spindelförmigen Zellen besteht und noch anwächst, wenn der Hypoglossuskern bereits im Abnehmen begriffen ist.

Sehr wichtig erscheint mir eine Faserbeziehung zwischen Vagus Kern und Hypoglossus, die bei einigen Arten gefunden wurde, und die wir weiter unten ausführlicher erörtern werden, um Wiederholungen zu vermeiden.

II. Physiologisch-biologischer Teil.

1. Über die Funktion des Hypoglossus waren die Ansichten der Autoren bisher sehr geteilt.

Nach KOCH (9) sollte der dorsale Hypoglossuskern um so größer sein, je mehr die Zunge für gewisse Zwecke, besonders für die Mannigfaltigkeit der Stimmgebung ausgebildet und in Anspruch genommen wird.

Auch BRANDIS (1) betrachtete als leitenden Gedanken für seine Untersuchungen die Zungeninnervation. So deutete sich ihm die starke Entwicklung des dorsalen Kernes bei Papageien, die relative schwache dieser Zellengruppe beim Flamingo. Daß dieser Leitgedanke nicht richtig sein kann, ersieht man aus der von BRANDIS erwähnten schwachen Entwicklung des dorsalen Kernes beim Specht. SINN (12) kehrte gewissermaßen den leitenden Gedanken von BRANDIS um. Daß der dorsale Kern bei Vögeln schwächer entwickelt ist, erklärte er aus der viel unbedeutenderen Zungenbewegung beim Vogel und dem Wegfall des Kauens, aus dem hochentwickelten Atemsystem und dem doppelten Kehlkopf. Erst KAPPERS (7, 8) hat wohl

den richtigen Gedanken getroffen, als er den Vagushypoglossuskern = Nucleus intermedius dieses Autors, als Syrinxkern ansprach.

KOSAKA u. JAGITA (10) fanden an ihren Degenerationsversuchen, daß der caudale zellenreiche Teil des dorsalen Kernes den syringealen, der frontale zellenärmere den lingualen Anteil darstellt; die Zellen des caudalen Anteils degenerieren nach Exstirpation des Ramus laryngeus, die Zellen des frontalen Anteils nach Exstirpation des Ramus laryngo-lingualis.

Es scheint mir danach kein Zweifel, daß die Anschauung KAPPERS' über den Hypoglossuskern als Kern der Syrinxmuskulatur zu Recht besteht, auch dann, wenn wir nur einen Kern ohne Zellenanteil vom Vagus her annehmen.

2. Fragen wir uns nun weiterhin, ob sich nicht eine Parallele zwischen anatomisch-mikroskopischen Befunden und physiologischer Funktion in diesem Sinne und dem einer Vagushypoglossusbeziehung aufstellen läßt, so müssen wir diese Frage bejahen. Betrachten wir zunächst die Befunde der vergleichenden mikroskopischen Anatomie.

A. Vergleichende mikroskopische Anatomie.

Ratitae. *Struthio camelus* L. Hypoglossuskern nur schwach entwickelt. Carinatae.

1. Colymbiformes: *Colymbus* sp.? Hypoglossuskern bedeutend schwächer als der länglich flache Vaguskerne.

2. Ciconiiformes: *Nycticorax nycticorax* L. Der Kern des Hypoglossus tritt frontaler auf als der motorische Vaguskerne und liegt direkt seitlich vom Zentralkanal. Er berührt zuerst den motorischen Vaguskerne ventral und besteht aus 6—8 stark gefärbten Zellen ohne deutlichen Kern; auf frontaleren Schnitten ist seine Lage zuerst mehr lateroventral, seine Zellengruppe deutlicher und reicher. Man zählt bis zu 20 Zellen. Weiter frontal tritt er unter dem Vaguskerne zurück, von diesem durch ein zellenfreies Gebiet deutlich getrennt. Eine Vermischung seiner doppelt so großen Zellen mit Vaguszellen ist trotz teilweiser inniger Berührung nirgends zu sehen. Die Größe des gesamten Kernes erreicht annähernd die des Vaguskernes. Letzterer läßt sich ungezwungen in einen motorischen und einen sensiblen Abschnitt zerlegen. Mit dem Übergang zum sensiblen Abschnitt tritt der Vaguskerne allmählich immer mehr seitlich und begrenzt so den kleineren Hypoglossuskern auch in laterodorsaler Richtung. Von Faserzügen sind außer dem Hypoglossus und Vagus nur noch Fasern aus dem Vagusstamm zur Raphe festzustellen. Bemerkenswert sind aber Faserzüge, die aus dem Vaguskerne anscheinend ventral in den Hypoglossus ziehen. Daß diese Fasern nicht zur Raphe in Beziehung treten, dafür

spricht einmal ihr dickeres Kaliber und ihr unregelmäßig gewundener Verlauf in kurzen stark ausgeprägten Abschnitten. Man sieht sie auch manchmal direkt die Raphefasern kreuzend, mit Hypoglossusfasern die Richtung des Hypoglossusstammes einschlagen. Mit dem Schwinden des letzteren sind auch diese Fasern nicht mehr nachzuweisen. Nicht zu verwechseln damit sind solche Faserzüge, die, durch ihr zartes Kaliber wohl gekennzeichnet, besonders nach Verschwinden des Hypoglossuskernes aus dem Vagus kern nach innen wahrscheinlich zur Raphe ziehen.

3. Anseriformes: *Nettion crecca* L. Der Hypoglossuskern liegt hier seitlich ventral vom Zentralkanal. Er tritt frontaler als der motorische Vagus kern auf und ist etwa 3mal kleiner. Fasern aus dem Vagus kern zum Hypoglossus sind nicht nachzuweisen.

4. Falconiiformes: *Cerchneis tinnunculus* L. Der Hypoglossuskern tritt frontaler auf als der Vagus kern, liegt diesem ventral an und erreicht ihn an Umfang nur zur Hälfte. Seine Zellen sind bedeutend größer als die Vaguszellen. Auch hier bekommt man den Eindruck, als ob einige Fasern aus dem Vagus kern zum Hypoglossusstamm zögen.

5. Charadriiformes: *Larus canus* L. Hypoglossuskern schwächer als der Vagus kern; Fasern aus dem Vagus zur Raphe sehr deutlich. *Sterna fluvialis* NAUM. Der Hypoglossuskern liegt dem gleich großen kleinzelligen Vagus kern unmittelbar ventral an. Er tritt frontaler auf als letzterer und wird auch hier anscheinend von einigen Fasern durchzogen, die aus dem Vagus kern kommen und zum Hypoglossusstamm ziehen.

Alca torda L. Der Hypoglossuskern tritt frontal kurz nach dem Vagus kern auf. Seine Zellen liegen ziemlich seitlich vom Zentralkanal über dem obersten Teil der Raphe zerstreut. Der Vagus kern stellt ein flaches sehr langes Zellenband dar, das sich lateral vom Zentralkanal quer ausdehnt. Einige Hypoglossusfasern scheinen auch aus dem Vagus kern zu kommen.

6. Cuculiiformes. *Cuculus canorus* L. Der Hypoglossuskern ist sehr ausgedehnt. Seine Zellen sind rundlich, färben sich stärker als die Vaguszellen und sind von letzteren durch ein zellfreies Gebiet getrennt, das auf frontaleren Schnitten zunimmt. Sie treten caudaler auf als die helleren kleineren Vaguszellen, liegen immer ventral von diesen. Anfangs dorsal seitlich vom Zentralkanal, rücken sie frontaler lateral, um auf noch frontaleren Schnitten mehr ventrolateral zu treten. Ihre Zahl beträgt etwa 20; sie erreichen insgesamt den Vagus kern an Umfang nicht. Fasern aus dem Vagus kern zum Hypoglossusstamm sind nicht nachzuweisen.

Ara severa L. Der Hypoglossuskern bildet hier eine Masse zerstreut liegender Zellen, die an Größe den Vorderhornzellen gleichkommen und die Vaguszellen weit übertreffen. Sie treten caudaler auf als letztere und erreichen den Vagus kern an Größe ihres Komplexss. *Trichoglossus novae hollandiae* GMEL. Der Hypoglossuskern tritt frontaler auf als der Vagus kern, erreicht ihn an Größe nicht.

7. Coraciiformes: *Picus* sp.? Der Hypoglossuskern tritt ziemlich gleichzeitig mit dem motorischen Vagus kern kurz vor Eröffnung des Zentralkanals auf. Seine Zellen sind größer als die Vaguszellen und liegen letzteren ventrolateral an. Der Hypoglossuskern erreicht den Vagus kern

an Größe ungefähr zur Hälfte. Deutlich ist hier die vielleicht als Nucleus paramedianus zu betrachtende Zellenanhäufung unmittelbar neben der Mittellinie, medial vom Hypoglossuskern.

Athene noctua SCOP. Auch hier treten anscheinend Fasern aus dem Vaguskern zur Raphe und zum Hypoglossusstamm. Der Vaguskern stellt eine Ansammlung kleiner Zellen direkt seitlich vom Zentralkanal dar, die weiter frontal beträchtlich zunimmt. Der Hypoglossuskern erreicht den Vaguskern annähernd an Umfang.

8. Passeriformes: *Nucifraga caryocatactes* L. Der Hypoglossuskern ist mächtiger als der laterodorsal von ihm liegende Vaguskern. Seine Zellen sind größer und deutlicher als die sehr kleinen Vaguszellen.

Cyanocorax BOIE. Dieser Vogel bietet ähnliche Verhältnisse. Auch hier ist der Hypoglossuskern größer als der Vaguskern und liegt mit seinen größeren Zellen letzterem ventromedial an.

Passer domesticus L. Der Hypoglossuskern tritt ungefähr gleichzeitig mit dem motorischen Vaguskern auf. Seine Zellen liegen caudal zuerst außerhalb der obersten Raphefasern lateral vom Zentralkanal, dann auf der Innenseite der Raphe dorsal vom Zentralkanal dem motorischen Vaguskern seitlich ventral an. Auf frontaleren Schnitten tritt die Raphe weiter lateral, der Hypoglossuskern dehnt sich beträchtlich aus und erscheint hier 3mal so groß wie der Vaguskern. Wenn letzterer noch anwächst, hat der Hypoglossus bereits seine größte Ausdehnung überschritten, die vielleicht als Nucleus paramedianus zu bezeichnende Gruppe kleinster medialer Zellen trennt ihn überall von der Mittellinie. An Umfang erscheint er bedeutender als der Vaguskern, auch wenn man ihn mit dessen größter Ausdehnung vergleicht.

Alauda arvensis L. Die Verhältnisse gleichen dem des Haussperlings vollkommen. Der Hypoglossuskern ist größer als der Vaguskern.

B. Markscheidenentwicklung.

Gallus domesticus. Es sind markhaltig am 12. Tage im Ei: Radix cervicalis I. Dorsales Längsbündel. Am 13. Tage im Ei: Tractus spinocerebellaris. Acusticusfasern zum großzelligen Kern, spärlich zum Eckkern. Das HELD'sche Bündel. Das intercommissurale Bündel zwischen den großzelligen Kernen. Trapezfasern aus dem großzelligen Kern. Vestibularisfasern zum Kleinhirn und zum DEITERS'schen Kern; Tractus Deiterospinalis zum Vorderstrang. Fasern unter dem kleinzelligen Kern unbekannten Ursprungs und Endes. Trigeminasfasern zur Raphe und zum Kleinhirn. Nervus abducens. Am 15. Tage im Ei: Tractus cerebellospinalis. Tractus vestibulospinalis. Radix spinalis nervi trigemini. Fibrae arcuatae internae. Acusticusfasern zum dorsalen Längsbündel der anderen Seite. Tractus olivocerebellaris. Fasern in der vorderen Commissur kreuzend. Fasern im Accessorius? Am 16. Tage im Ei: Tractus mesencephalospinalis. Olivenstiel. Nervus facialis zum dorsalen Kern. Am 17. Tage im Ei. Commissura WALLENBERG. Vorderstrangfasern. Tractus bulbo-cerebellaris. Fasern zum Hypoglossuskern, doch spärlich. Am 18. Tage im Ei: Fibrae arciformes posteriores. Am 19. Tage im

Ei: Die Hinterstränge. Tractus bulbo-thalamici. Vestibularisfasern zum zentralen Höhlengrau. Funiculi solitarii. Nervi Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Hypoglossus. Nervus Facialis zum ventralen Kern.

Wir sehen, daß sich die Markscheidenentwicklung des Hypoglossus der in der Gruppe Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus eng anschließt. Nehmen wir an, daß die in der Oblongata gelegenen Hirnmassen ihrer biologischen Wichtigkeit nach ausreifen, wofür diese Verhältnisse entschieden zu sprechen scheinen, so muß dem Hypoglossus keine biologische Grundfunktion zufallen, die auf eine Stufe mit der des Hörens oder der Augenbewegung stünde. Wohl aber eine Funktion, die sich biologisch irgendwie an die Funktionen der zweiten Nervengruppe anschließt. Diese ontogenetisch ausgedrückten Beziehungen des Hypoglossus scheinen mir im Leben des Vogels durch die Funktion dieses Nerven als Stimmorgannerven mannigfach gegeben zu sein. Vor allem die Beziehung zum Vagus.

3. Zusammenfassung der physiologisch-biologischen Probleme.

KAPPERS (7, 8) hat zum erstenmal sehr richtig darauf hingewiesen, daß wir in der Zellengruppe, die unserem Hypoglossuskern entspricht, den Syrinxkern der Vögel zu erblicken haben. Er bezeichnet diesen Kern als klein und wenig ausgedehnt, was für die von ihm untersuchten Arten vollständig zutrifft. Ich legte mir zur Beantwortung die Frage vor, besteht eine muskuläre Lokalisation in diesem Kern und damit eine Parallele zwischen anatomischer Größe und physiologischer Funktionsbreite. Ich möchte diese Frage bejahen. Die geringe Entwicklung dieses Kernes beim Truthahngerier und dem Haushuhn, die etwas stärkere bei der Eule und die sehr ausgedehnte bei allen Sperlingsvögeln steht in direkter Parallele zu der Zahl der vorhandenen Syrinxmuskeln. Vergewegenwärtigen wir uns diese Verhältnisse noch etwas näher. Der Hypoglossus hat einen Stamm und 2 Hauptäste. Vom Stamm ab gehen Äste zum ersten Cervikalnerven und zum Vagus und ein Ramus cervicalis descendens zum Musculus bronchotrachealis. Von den beiden Hauptästen versorgt der eine als Ramus laryngolingualis das Gebiet der Zunge, gibt aber ebenfalls Äste an den Musculus bronchotrachealis ab. Der andere Hauptast als Ramus laryngeus superior innerviert

den Musculus bronchotrachealis, als Ramus externus den Musculus sternotrachealis und als Ramus internus die Wand des Syrinx. HAECKER (6), der diese Beziehungen an der Elster eingehend studierte, fand, daß der Plexus cervicalis 3gliedrigen Bau hat, daß der aus hypoglossalen und cervikalen Elementen sich aufbauende Ramus cervic. desc. 2 Äste nach dem Syrinx schickt, einem unteren, der den Vagus begleitet und einem oberen, der längs der Trachea verläuft. Die beiden Äste bilden eine Schlinge, von deren hinterem Winkel die Nerven für die gesamte Syrinxmuskulatur ausgehen. Es besteht keine Verbindung mit dem Vagus. Wir können den Hypoglossuskern als wesentliche nervöse Endstätte der gesamten Syrinxmotilität betrachten; wir dürfen uns aber nicht verhehlen, daß die Beziehungen dieses Nerven zu seiner Umgebung äußerst komplizierte sind, was auch Schwierigkeiten am mikroskopischen Präparate nahelegt, die wohl nur durch die experimentelle Methode zur vollen Zufriedenheit gelöst werden können. Wir finden die Entwicklung des Hypoglossuskernes auffallend klein bei *Carthartes*, einem Vogel, dessen Syrinx unter unseren untersuchten Arten wohl die primitivste Form darstellt. Auffallend klein erscheint uns der Hypoglossuskern ferner beim Haushuhn. Der Syrinx dieses Vogels, von 2 Muskeln versorgt, zeigt sowohl eine Rückbildung, als auch eine sehr primitive Entwicklung des eigentlichen Kehlkopfmuskels. Nicht größer ist der Kern beim afrikanischen Strauß, einem Vogel, der nur über einen Musculus sternotrachealis verfügt. Von etwas größerem Umfang, aber immer kleiner als der Vagus Kern, ist der Hypoglossuskern bei solchen Vögeln, die 2 Muskeln zu innervieren haben, einen Musculus sternotrachealis und bronchotrachealis. Hierher gehören: *Colymbus*, *Nycticorax*, *Anas* (*Ypsilotrachealis* und *Sternotrachealis*), *Cerchneis tinnunculus*, unsere Charadriiformes, Coraciiformes, und Cuculiformes. Bei den Passeriformes, die 5—7 Paar Syrinxmuskeln besitzen, drückt sich die Zunahme der versorgten Muskelmasse auch im Zellbau deutlich aus. Der Hypoglossuskern ist nämlich hier größer als der Vagus Kern. Besonders schön zeigt dies das NISSEL-Präparat von *Fringilla coelebs*, wo wir über 30 Hypoglossuszellen zählen, gegenüber 15—20 Hypoglossuszellen bei der Haustaube. Diese Tatsachen bilden, wie ich glaube, eine neue Stütze für die Annahme, daß wir in dem Hypoglossuskern eine einheitliche Zellengruppe zu erblicken haben. Es ist nämlich sehr unwahrscheinlich, daß die an und für sich sehr unentwickelte

Muskulatur des oberen Kehlkopfes aus einem Sphinkter und Dilator bestehend, solche Differenzen hervorrufen konnte, da ihre Größenschwankung bei verschiedenen Ordnungen nur äußerst gering sein dürfte. Wir kommen hier auf die physiologische Seite der KAPPERSchen Ansicht zu sprechen. Das Mitwirken des oberen Kehlkopfes bei der Stimmbildung setzt eine Beweglichkeit seiner Teile voraus in Form einer Gelenkverbindung, die keineswegs allen Vögeln zukommt. Bei Raub- und Schwimmvögeln ist sie auf ein Minimum beschränkt, bei vielen anderen kann man nicht davon reden, nur bei Sing- und Schreibvögeln tritt sie in ausgiebigerer Weise in Erscheinung. Daß eine solche Gelenkverbindung und die damit verbundene Beweglichkeit des oberen Kehlkopfes einen Einfluß auf den Gesang hat, ist wohl sicher. Die Modulationsfähigkeit des Tones wird sich durch die Ausdehnungsfähigkeit der oberen Trachealabschnitte steigern, es kommt hinzu, daß Töne durch einen plötzlichen Schluß des oberen Kehlkopfes vielleicht plötzlich abgebrochen werden können, alles Momente, die mit dazu beitragen, den Gesang dieser Ordnungen besonders entwickelt erscheinen zu lassen. Stellen wir die ganze Frage noch einmal zusammen, so finden wir also die Beweglichkeit des oberen Kehlkopfes keineswegs als Gemeingut aller Vögel, so daß sie uns bei biologischen Betrachtungen als Allgemeingesetz gelten könnte; bei den Sperlingsvögeln aber, wo sie vorhanden ist und eine biologische Rolle spielt, läßt sich gerade die anatomische Trennung des Hypoglossus- und Vagusernes gut durchführen. Meine Untersuchungen über den Hypoglossuskern haben zu zeigen versucht, daß bei genauerer Prüfung auch im normalen Präparate alles zugunsten der Experimente von KOSAKA u. JAGITA (10) spricht. Wir sehen, daß bei einigen Arten der Hypoglossus Fasern aus dem Vagusern empfängt. Und zwar kommen solche Fasern anscheinend aus dem motorischen und sensiblen Anteil des Kernes. Ihre Bedeutung könnte in dem von KAPPERS (7, 8) auf andere Weise erklärten Zusammenarbeiten von Larynx und Syrinx liegen. Die in Betracht kommenden Vögel sind aber ausschließlich solche, die in der Entwicklung des Stimmorgans tiefstehen. Selbst wenn wir die einfache Stimmäußerung als Wurzel des Gesanges betrachten, wie ich an anderer Stelle ausführlich erörterte (5), hat diese Ansicht doch wenig für sich. Ist ja doch der Larynx nicht nur bei allen Vögeln überhaupt, sondern gerade bei den in Betracht kommenden wie *Strix*, *Noctua*, *Alca torda* und *Nycticorax*, nur einer geringen oder gar keiner Eigenbewegung fähig. Für eine Ver-

bindung des sensiblen Vagusanteiles mit dem Hypoglossus ließe sich der Gesichtspunkt aufstellen, daß sie vielleicht den Zusammenhang zwischen lautlicher Äußerung und Respirationssystem regelte. Hier kommen vor allem die Luftsäcke in Betracht. Ihre Beziehung zu den lautlichen Äußerungen der Vögel ist eine sehr ausgedehnte und durchaus feststehend; gerade bei den Vögeln, die eine solche anatomische Verbindung anscheinend besitzen, spielt die Ausdehnung und Zahl der Luftsäcke eine besondere Rolle. Es handelt sich um stimmbegabte Arten, von denen 2 sehr gute Flieger und 1 ein sehr guter Taucher sind.

Zum Schlusse möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen. Wie ich in meiner Psychogenese des Vogelgesanges (5) betonte, kann man sich den Gesang aus beiden Geschlechtern ursprünglich eigenen Lautelementen entstanden denken. Es wäre nun interessant zu untersuchen, ob sich auch mikroskopisch die Weiterentwicklung der Stimme beim Männchen gegenüber dem Weibchen in dem entsprechend größeren Umfange des Hypoglossuskernes ausdrückt. Daß ursprünglich beide Geschlechter die Stimme besaßen, dafür spricht das Vorhandensein eines wenn auch weniger voluminösen Syrinx bei den Weibchen der Singvögel.

Literaturverzeichnis.

1. BRANDIS, Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. II, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 41.
2. CORDS, Beitrag zur Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel, Inaug.-Diss., 1904.
3. EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, 7. Aufl., Vol. 2.
4. GADOW, Vögel, in: BRONN, Klass. Ordn. Thier-Reich, Vol. 6, Abt. 4, 1.
5. GROEBBELS, Gedanken über die Psychogenese des Gesanges unserer einheimischen Vogelwelt, in: Journ. Ornithol., 1910.
6. HAECKER, Über den unteren Kehlkopf der Singvögel, in: Anat. Anz., 1898, Vol. 14.
7. KAPPERS, Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. VII., 1902.
8. —, The migrations of the motor rochcells of the vagusgroup and the phylogenetic differentiation of the hypogloss nucleus from the spino-occipital-system, in: Psychiatr. en neurol. Bladen, 1911, No. 4 u. 5.
9. KOCH, Untersuchungen über den Ursprung und die Verbindungen des N. XII in der Medulla oblongata, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 31, 1888.
10. KOSAKA und JAGITA, Experimentelle Untersuchungen über die Ursprünge des N. Hypoglossus und seines absteigenden Astes, in: Jahrb. Psych. Neurol., Vol. 24, 1903.
11. KREIS, Zur Kenntnis der Medulla oblongata des Vogelhirns, 1882.

12. SINN, Beitrag zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel, in: Monatsschr. Psych. Neurol., 1913, Vol. 33.
 13. STIEDA, Studien über das zentrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 19, 1869.
 14. TURNER, Morphology of the avian brain, in: Journ. comp. Neurol., Vol. 1, 1891.
 15. WALLENBERG, Der Fasciculus longit. dors. sive post. Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Taube, in: Anat. Anz., Vol. 24, 1903.
-

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasser-Ostracoden.

Von

Erna Schreiber.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit 24 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildete das Problem der Lebensdauer und die Lebensweise der Süßwasser-Ostracoden. Bei der Durchsicht der Literatur ergab sich, daß biologisch noch recht wenig über diese Tiergruppe gearbeitet ist, trotzdem sie in großer Arten- und Individuenzahl unsere Tümpel und Gräben bevölkert. Gleich an dieser Stelle möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Professor Dr. E. KORSCHOLT für die Aufstellung des biologischen Themas danken und für das Interesse, daß er mir während meines zweijährigen Arbeitens stets erwiesen hat.

Nur verstreut in morphologischen und systematischen Arbeiten finden sich Angaben über die Lebensweise und Lebensdauer der Süßwasser-Ostracoden. Eine Zusammenstellung der gesamten älteren Literatur gibt G. W. MÜLLER 1894. Besonders hervorgehoben seien die Arbeiten von JURINE 1820, STRAUSS 1821, ZENKER 1854, WEIS-MANN 1880 und SARS 1889, die besonders reich an biologischen

Angaben sind. Nach 1894 müssen die Monographien von DADAY 1895, G. W. MÜLLER 1900 und GERSTÄCKER genannt werden. Beiträge zur Biologie liefern ferner die histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von WOLTERECK 1898, FASSBINDER 1912 und MÜLLER-CALÉ 1913.

Das Bestimmen der beobachteten und untersuchten Arten geschah mit Hilfe von VÁVRA (in BRAUER, Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 11) und G. W. MÜLLER 1900 und 1912. Er wurden beobachtet:

Cyclocypris laevis O. F. MÜLLER,
Cypria ophthalmica JURINE,
Cypris virens JURINE,
Cypris ornata O. F. MÜLLER,
Cypris fuscata var. *ma* u. var. *mi* JURINE,
Cypridopsis vidua O. F. MÜLLER,
Cyprinotus incongruens RAMDOHR,
Herpetocypris strigata O. F. MÜLLER.

Die Tiere wurden in großen Aquarien ($21 \times 34 \times 23$) gehalten. Zur Beobachtung der Entwicklung und der Lebensdauer wurden sie in kleinen Petrischalen (15—20 ccm) und Wassergläsern gezüchtet. Stets wurden Algen, Schnecken und Wasserpflanzen zugesetzt, so daß die Gläser gleiche Bedingungen böten wie die Tümpel und Gräben, denen die Ostracoden entnommen waren. Das Material stammt aus Wiesen- und Waldgräben der Umgebung Marburgs.

Der Konservierung sind durch die Schale erhebliche Schwierigkeiten geboten. Histologisch gute Bilder gaben die Konservierungsflüssigkeiten von HENNING und FLEMMING, denen Formol zugesetzt wurde. Das Rezept zu letzterem Gemisch verdanke ich Herrn Professor HARMS, dem ich hiermit für die Unterstützung meiner Arbeit durch seinen Rat ergebenen Dank ausspreche.

Gefärbt wurde im Schnitt mit DELAFIELDS- und HEIDENHAIN-Hämatoxilin, nach HENNING'scher Konservierung wurde mit Eosin nachgefärbt. Außer diesen Farbstoffen wurde noch Hämatein I A nach APATHY und Goldchlorid angewandt. (Behandlung der Schnitte nach den Angaben M. KÜPFERS, in: Sehorgane am Mantelrande der Pecten-Arten, Jena 1916.) Totalpräparate wurden mit Hämalan und Boraxkarmin behandelt.

Zur Darstellung der Entwicklungsstadien wurden die Gliedmaßen mit feinen Insektennadeln unter Lupe und Mikroskop herauspräpariert.

Biologie.

a) Lebensweise der beobachteten Arten.

Untersucht wurden vorwiegend solche Arten, die in leicht zugänglichen Gewässern zu finden sind, so daß sie die größte Zeit des Jahres beobachtet werden konnten. Es sind dies vor allem die Arten aus kleinen Tümpeln und Teichen. Die tabellarische Übersicht macht nicht Anspruch auf Vollständigkeit der Aufzählung der in den einzelnen Gräben vorhandenen Arten. Es wurden nur jeweils einige charakteristische Arten herausgegriffen und besonders beobachtet, da sonst das Material für die beschränkte Zeitdauer zu stark angewachsen wäre. Eingehende Untersuchung der einzelnen Tümpel müßte ergänzend nachgeholt werden. Der Übersicht halber folgt eine Tabelle der Fundstellen und der dort in überwiegender Zahl vorgefundenen Arten (ihr Vorhandensein wird durch einen Strich angegeben).

Die Tümpel wurden, solange sie Wasser enthielten, regelmäßig besucht und die Befunde aufgezeichnet.

Es mag zunächst eine Charakterisierung der einzelnen Gräben folgen. Daß dies geschieht, hat seinen Grund darin, daß für die Biologie der einzelnen Arten es von größter Wichtigkeit ist, zu wissen, wie die Beschaffenheit eines bestimmten Tümpels oder der Aquarien sein muß, um eine bestimmte Ostracodenart beherbergen zu können. G. W. MÜLLER schreibt 1900: „Viel wichtiger erscheint es mir, die Beschaffenheit des Fundortes einigermaßen zu charakterisieren, ob derselbe moorig, sumpfig oder klar, ob flach oder tief, ob im Sommer austrocknend oder nicht. Dabei handelt es sich nicht um etwas Zufälliges, vielmehr um etwas in der Natur der Art Begründetes; derartige Angaben gehören nothwendig in die Beschreibung einer Art.“

Die 4 ersten Wiesengräben der Tabelle (Afföller) sind von Oktober bis Mai mit Wasser gefüllt, das langsam zur Lahn abfließt. Das Gefälle ist verschieden groß; der nördliche Teil der Gräben weist keine Strömung auf. Er dunstet am langsamsten ein und enthält noch Anfang Mai ein wenig Feuchtigkeit. Dieser Graben ist vor allem mit Vergißmeinnicht bestanden, zeigt überhaupt dichten Pflanzenbewuchs und reiche Fauna (Phryganiden, *Hydra viridis* und *fusca*, *Actinosphaerium* usw.). Im Zeitraum von November bis Februar war dieser Graben der Beobachtung nicht zugänglich wegen der Über-

Tabelle I. Fundstellen.

Art	Wiesengraben					Gräben im Fichtenwald			Straßen- tünipel (Galdern)	Blane Pflitze	Stern	Toter Ohm- arm
	1	2	3	4	5	1	2	3				
1. <i>Cyclocypria laevis</i> O. F. Müll.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2. <i>Cypria ophthalmica</i> Jur.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3. <i>Cypria virens</i> Jur.									—			—
4. <i>Cypria ornata</i> O. F. Müll.		—	—									
5. <i>Cypria fuscata</i> Jur. <i>ma</i> <i>mi</i>	—	—	—	—	—				—	—	—	—
6. <i>Cypripodopsis vidua</i> O. F. Müll.			—								—	
7. <i>Cypripodopsis incongruens</i> Ramdohr											—	
8. <i>Herpetocypria strigata</i> O. F. Müll.				—							—	—
Anstreckend im:	April—Mai			Mai	Juni	Juli		Juni—Juli	Juni	Sept.	o	

schwemmung der Wiesen. Der 2. Graben wird zum Teil von Weiden beschattet und enthält Schwertlilien und hohe Gräser. Außer Ostracoden findet sich auch hier eine reiche Fauna. Zu Zeiten überwiegen Copepoden und vor allem Daphniden, die sich als letzte Tiere vor dem Eintrocknen und Aussterben in größter Zahl zeigen.

Der 2. Graben, der nur schwache Strömung zeigt, geht direkt in den 3. etwas stärker fließenden über. Letzterer weist außer den oben genannten Pflanzen einen dichten Moosteppich auf. Im Frühjahr ist er belebt von den Larven von *Molge vulgaris* und *Rana temporaria*, und enthält Phryganiden, Hydrachniden, Cyclopiden usw. Er trocknet von den bisher genannten am frühesten aus, Ende April — Anfang Mai.

Der 4. Graben befindet sich am Rande einer in die Afföler Wiesen mündenden Straße und wird im Herbst mit Blättern nahestehender Bäume erfüllt. Er enthielt nur vorübergehend während Herbst—Frühjahr (Nov.—April) Wasser und dann zahlreiche Cyclopiden und einige Ostracoden.

Der 5. Wiesengraben (an der Landstraße von Marbach nach der Blauen Pfütze in der Nähe der Ziegelei) zeigt Ähnlichkeit mit der Blauen Pfütze und dem Straßengraben bei Caldern. Der Boden dieser 3 Tümpel ist von Moos und krautigen Gewächsen dicht bedeckt. Nahestehende Laubbäume und Sträucher, bei Caldern auch noch Fichten, sorgen für gründliche Düngung, so daß ein sehr algen- und kleintierreiches Wasser alle 3 Tümpel erfüllt. Sie sind im Frühling der Laichplatz für Molche und Frösche. Dies gilt vor allem für den Landstraßentümpel. Er zeigt andererseits Ähnlichkeit mit den beobachteten Tannengräben, da er wie diese stark beschattet ist. Den Gräben im Fichtenwald (1 im Wald hinter Spiegelslust, 2 und 3 an der Straße von Marburg-Süd nach Moischt), insbesondere dem 1. fehlt der Pflanzenbewuchs in erheblichem Maße; es finden sich in ihm nur spärlich Gräser vor. Während alle übrigen Gräben flach sind, beträgt die größte Wassertiefe in dem 2. und 3. Tannengraben 1 m. Alle 3 Tümpel waren bis Ende März von einer Eisschicht bedeckt.

Das als Stern (im Bot. Garten) aufgeführte Wasser ist ein Pflanzenkulturbecken aus Zement, das in einzelnen seiner Teilbassins Ostracoden enthält.

Der Tote Ohmarm ist ein dicht bewachsener Wiesentümpel. Er wurde nur im Frühjahr besucht, und zeigte eine artenreiche aber

an Individuen arme Ostracodenfauna; gefischt wurde vor allem in dem Endgraben, der Anfang des Sommers eintrocknet.

Die Verteilung der beobachteten Arten auf die verschiedenen Fundstellen gibt die Tabelle II. Aus ihr geht hervor, daß die kleinen Winterarten die verbreitetsten und widerstandsfähigsten sind (auf die Tabelle wird weiter unten noch verwiesen werden), so vor allem

1. *Cyclocypris laevis* O. F. MÜLLER.

Diese Art lebt sowohl in dauernd wasserhaltigen als auch in austrocknenden Gräben. Sie ist ein guter Schwimmer, der vor allem dunkle schattige Gewässer liebt. *C. laevis* ist im Freien das ganze Jahr über an geeigneten Fundstellen zu finden und hält sich im Aquarium in wechselnder Individuenzahl zu allen Jahreszeiten. Leider habe ich weder die Eiablage noch die Eier dieser Art gesehen. Begattung findet statt. In größter Zahl findet sich *C. laevis* im Winter, vor allem im Januar–Februar. Auf das Verhalten gegenüber der Temperatur wird im folgenden Abschnitt näher eingegangen.

2. *Cypria ophthalmica* JURINE.

Sie verhält sich ähnlich wie *C. laevis*, zieht ebenfalls sonnenlose Gewässer vor. Auch sie ist ein guter Schwimmer und macht von dieser Fähigkeit stark Gebrauch. Die im Herbst in größerer Anzahl als im Laufe des Jahres auftretenden Männchen, die etwas kleiner als die Weibchen sind, verschwinden fast ganz im Laufe des Dezembers. Zu anderen Jahreszeiten finden sie sich nur in geringer Zahl vor (VÁVRA, 1891). Die Begattung geht, wie LEDERMÜLLER angibt, während des Schwimmens vor sich, indem das Männchen sich auf das Hinterende des Weibchens hängt und sich von diesem tragen läßt. Der eigentliche Begattungsvorgang selbst läßt sich nicht genau beobachten, da die Schalen undurchsichtig sind, und sich die Verbindung zwischen beiden Tieren sehr leicht löst. Ich konnte nur feststellen, daß beide Tiere ihre Schalen geöffnet halten; das männliche Tier gleitet ein wenig nach rückwärts und streckt die hinteren Extremitäten in die Schale des Weibchens. Die Spermatozoen der Ostracoden zeichnen sich bekanntlich durch ihre Länge aus und überragen bei *C. ophthalmica* die des gesamten Tieres. Isolierte man solche in Copula gewesene Pärchen, so ging das Männchen innerhalb von 8–10 Tagen zugrunde. Vor einer jeden Eiablage enthielten

die Weibchen bis zu 10 reife Eier im Ovarium, die sie an der Unterseite von Blättern und in den Winkeln von Stengel- und Blattabzweigungen, an Lemna und Algenfäden festhefteten. Zum Ausschlüpfen bedürfen die Eier nicht der vorherigen Austrocknung. *C. ophthalmica* liebt klares Wasser, dessen Grund faulende tierische und pflanzliche Substanzen aufweist, und meidet sehr grün-algenreiches Wasser. Im Laufe des Winters ist die Individuenzahl am größten, vor allem im Oktober—November und im Februar.

3. *Cypris virens* JURINE.

C. virens fand sich nur in einer Generation im Frühjahr vor, starb dann vollständig aus, lange ehe der Tümpel eintrocknete. Auch im Aquarium hielten sich die Tiere nur kurze Zeit, zeigten überhaupt große Empfindlichkeit. Die Art ist ein ziemlich guter Schwimmer, doch machen nur die Larvenstadien von dieser Fähigkeit ausgiebigen Gebrauch. Die alten Tiere halten sich an der Oberfläche des Wassers in der Randzone der Tümpel auf, wo die Weibchen ihre Eier an Blättern und Stengeln ablegen. Ein Austrocknen scheint den Eiern notwendig zu sein, da sie ohne Eintrocknung nicht zur Entwicklung gebracht werden konnten. Die Ablage fand im Freien vor allem an den flachen nach wenigen Tagen freiliegenden und eintrocknenden Rande statt. Bei *C. virens* konnte ich die Häutung beobachten, die zwischen dem 8. Larvenstadium und dem ausgebildeten Tiere liegt. *C. virens* kommt dazu an die Oberfläche des Wassers, liegt einige Sekunden bewegungslos; dann beginnt das Tier die Schalen so weit wie möglich zu öffnen und wieder zuzuklappen. Der Riß, durch den das Tier die Exuvie verläßt, bildet sich an der vorderen Rückenseite. Das Loslösen der alten Haut beginnt am Hinterende und schreitet nach vorn zu fort. Zunächst häuten sich der eigentliche Tierkörper und die hinteren Extremitäten, dann die vorderen und zuletzt die 1. Antenne. Während dieses Vorganges arbeiten die Extremitäten eifrig, aber in nicht gleich gerichtetem Takte, so daß keine Ortsbewegung resultiert. Mit Hilfe der Antennen vor allem arbeitet sich nun das Tier am Kopfende aus seiner alten Haut heraus. Diese legt sich so zusammen, wie die Gestalt des lebenden Tieres ist; doch hängen die beiden Schalen nur sehr lose mit der Haut des Tierkörpers zusammen. Das frisch gehäutete Tier schwimmt auf den Boden zurück und ruht bewegungslos von dem Häutungsprozeß aus. Erst

nachträglich erfolgt die reichliche Kalkablagerung in der Außendecke der Schale.

4. *Cypris ornata* O. F. MÜLLER.

C. ornata schwimmt gut, zieht aber als ausgewachsenes Tier das Kriechen und Klettern vor. Ich fand sie in der Mitte der Wassergräben an Moos und Elodea herumkriechend; an diesen Pflanzen fand auch die Eiablage statt. Auch von *C. ornata* habe ich im Laufe des Jahres nur eine Generation beobachtet. Die Art verschwand, lange ehe das Wasser des Grabens austrocknete. Um dieselbe Zeit starb die Art auch im Aquarium aus. Die Eier bedürfen der Austrocknung und können nach JURINES Angaben zur Entwicklung gebracht werden 8 Tage, nachdem man sie mit Wasser bedeckt hat. Leider ist mir dies nicht gelungen. Die größte Individuenzahl erreicht die Art Ende März—Anfang April, um dann für das ganze Jahr zu verschwinden.

5. *Cypris fuscata* JURINE.

Diese Art wurde in Gräben gefunden, die im Mai austrocknen, und sie verschwindet erst um diese Zeit. Sie ist ein guter Schwimmer; doch liebt sie die Randzone der Gräben, wo sie an den Pflanzen klettert. Hier erfolgt auch die Eiablage, an lebenden und toten Pflanzenteilen und an der Unterseite von Blättern. Im Aquarium legten die Tiere die Eier an Stengeln und auf Froschlaich ab, niemals aber an Lemnablättern. Die Eier wurden entweder in Haufen zu 5—10 Eiern abgelegt; doch kehrten die Weibchen in der Regel nicht an den alten Legeplatz zurück; oder die Eier lagen vereinzelt am Boden der Gläser. Sie vermögen ohne Austrocknungsperiode auszuschlüpfen, so daß man die Tiere längere Zeit im Aquarium als im Freien halten kann. Diese Art hat in einem Frühjahr mehrere (meist 2) Generationen. In den beobachteten Gräben fanden sich beide Varietäten vor: *var. maior* zeitlich etwas früher als *var. minor*. Innerhalb der *var. maior* traten in wechselnder Zahl grüne Individuen auf, die nicht durch Übergänge mit den braunen Individuen verbunden sind, und die G. W. MÜLLER (1900) ebenfalls erwähnt. Während sich *var. maior* und *minor* in ihrer Lebensweise gleichen, sind sie gegen höhere Temperaturen in verschiedenem Grade empfindlich. *Var. maior* ist bereits gegen 24° C empfindlich; die Lebensvorgänge werden so beschleunigt, daß die Tiere nach kürzerer Zeit eingehen als die Kontrolltiere, die bei 15° C gehalten wurden.

Var. minor ist widerstandsfähiger. Sie trat auch im Laufe des Sommers von Zeit zu Zeit vereinzelt im Aquarium auf und hielt sich bis Anfang Juni in 11 Exemplaren in den Zuchtgläsern. BERGOLD (1909) gibt von *C. fuscata* an, daß sie zwar ein gutes Schwimmvermögen besitzt, doch meist an den Wasserpflanzen sitzt.

6. *Cypridopsis vidua* O. F. MÜLLER.

C. vidua findet sich sowohl in austrocknenden als auch in dauernd wasserhaltigen Tümpeln und Teichen. Im Freien fand ich diese Art von Mai bis September, im Aquarium trat sie vereinzelt auch im Winter (außer im Dezember und Januar) auf. Sie liebt eine Wassertemperatur von 20—24° C. Sowohl im Freien als auch im Aquarium zeigt sie sich bei warmem Wetter als gute Schwimmerin, die von dieser Befähigung ausgiebigen Gebrauch macht. Deshalb ist mir die Bemerkung von G. W. MÜLLER (1900) unverständlich: „Bewegung: das Thier vermag sich trotz lebhafter Schwimmbewegungen nicht vom Grund zu erheben, bewegt sich gleitend über denselben.“ Sinkt allerdings die Wassertemperatur stark, etwa auf 12—15° C, so wird *C. vidua* träge, und nur die Larven treiben sich noch schwimmend umher. Die alten Tiere lieben es an den Wurzeln der Lemna und an Algenfäden zu klettern; an höheren Pflanzen beobachtete ich sie selten. In völlig veralgten Gläsern gedeiht *C. vidua* am besten. Ihre Eier legt sie einzeln oder zu 4—5 auf dem Boden oder an Algenfäden ab. Sie schlüpfen ohne Austrocknungsperiode aus. WEISMANN gibt an, von *C. vidua* auch Männchen gesehen zu haben. Er schreibt: „Bei zwei Arten *Candona candida* und *Cypris vidua* ist es mir gelungen sowohl den zweigeschlechtlichen als auch den eingeschlechtlichen Zustand einer Colonie zu beobachten. Im Frühjahr und Sommer fand ich diese Art stets in beiden Geschlechtern, im Spätherbst aber nur in Weibchen mit leeren Rezeptakulum und reifen Eiern.“ Während *Candona candida* nach meinen Befunden tatsächlich bis in den Sommer hinein Männchen aufweist, konnte ich bei *C. vidua* während zweijähriger Beobachtung nur parthenogenetische Vermehrung beobachten. In der Literatur habe ich keine weitere Angabe über das Vorhandensein von Männchen bei *Cypridopsis vidua* gefunden, auch nicht in den Bestimmungsbüchern, trotzdem die Art Kosmopolit ist.

7. *Cyprinotus incongruens* RAMDOHR.

In dauernd wasserhaltigen und in flachen austrocknenden Tümpeln findet sich *C. incongruens*. Ihr Vorkommen im Freien ist auf noch kürzere Zeit als das von *C. vidua* beschränkt, nur auf die heißesten Sommermonate und auf solche Tümpel, die sich stark erwärmen. Sie ist ein guter Schwimmer; doch nur die Larven machen von dieser Fähigkeit Gebrauch. Die alten Tiere graben sich mit Vorliebe in den Boden ein. In einem Sommer entwickeln sich mehrere Generationen nacheinander. Die Eiablage erfolgt nachts. Wurden die Tiere, die reife Eier enthielten, im Dunkeln gehalten, so fand die Eiablage trotzdem in den Nachtstunden statt. Die alten Tiere suchen zum Ablegen der Eier dunkle Stellen aus, vor allem Ritzen in morschem Holz oder leere Schneckenhäuser, ausgefaulte Panzer von *Dytiscus* und anderen Wasserinsekten und Höhlungen des Bodens. Hier verharren sie häufig bis zu ihrem Tode, so daß die Hohlräume mit toten Tieren und Eiern erfüllt sind. Haben sie keinen geeigneten Platz zur Ablage gefunden, so verstreuen sie die Eier. Neigung, die Eier möglichst nahe der Wasseroberfläche abzulegen ist nicht vorhanden. Nur in einem Aquarium, in dem ein Stück Holz schwamm, kamen die Tiere zu dem Ablegen in größerer Schar an der Oberfläche. Vereinzelt fand sie auch in den Gefäßkanten nahe der Oberfläche des Wassers statt. WOLTERECK (1898) gibt an, daß die Eischalen von *C. incongruens* „sich im Wasser sehr ungleichmäßig ausdehnen und in ihrer Form der Umgebung anpassen“. Die Zahl der zusammen abgelegten Eier beträgt meistens 15–20; es folgte einer zahlreichen Ablage in der nächsten Nacht eine von 2 Eiern, oder umgekehrt ging die Ablage von 2 Eiern der von vielen voraus. Innerhalb eines Monats meist 3–4mal vollzieht sich diese Ablage. Die Tiere kehren in den weitaus meisten Fällen zu dem Orte der erstmaligen Ablage zurück, während die anderen von mir beobachteten Arten dies nicht zu tun pflegen. 1–2 Tage nach der letzten Eiablage sterben die Tiere. Männchen, die VÁVRA beschreibt, sind von mir nicht gesehen worden. Zu allen Zeiten waren die Weibchen unbefruchtet, wie dies WEISMANN von seinen 9 Monate lang gehaltenen Kolonien angibt. Beschrieben und gesehen wurden Männchen von VÁVRA und G. W. MÜLLER, 1900. WOLTERECK spricht deshalb von lokaler Parthenogenese.

8. *Herpetocypris strigata* O. F. MÜLLER.

Unsere größte Süßwasser-Ostracode ist eine am Boden lebende Art, deren schwerer Schalenpanzer und deren rudimentäre Schwimmborsten der 2. Antenne das Schwimmen nicht gestatten. Auch sie findet sich in austrocknenden und dauernd wasserhaltigen Tümpeln. Da ihre Entwicklung sehr langsam vor sich geht, ist ihr Vorkommen auf eine längere Zeit ausgedehnt als bei anderen Sommerarten. Sie vermag in vereinzelter Exemplaren sogar zu überwintern. G. W. MÜLLER schreibt 1900 über das Vorkommen von *H. strigata*: „Die Art gehört zu den häufigsten Frühjahrsformen . . . Ich habe sie nur an solchen Orten getroffen, die im Sommer austrocknen; entsprechend findet man die Thiere nur im Frühjahr, März bis Mai, ausnahmsweise noch im Juni. Später im Jahr habe ich die Art nie gefunden, an einer Stelle war sie bereits Mitte Mai verschwunden, lang bevor der Graben austrocknete.“ Im Gegensatz hierzu habe ich die Art den ganzen Sommer über gefunden; sie zeigte gerade im August/September die größte Individuenzahl. Die Eiablage erfolgt am Boden, wo die Eier einzeln zwischen den Bodenpartikelchen festgekittet werden. Die Eier vermögen sich ohne Eintrocknung zu entwickeln. Die Farbe der Eier ist bei den meisten Arten ein ins Orange spielendes Gelb, z. B. bei *C. incongruens*; besonders rötlich sind die Eier von *C. ornata* und *H. strigata*, während die von *C. ophthalmica* und *C. fuscata* weißlich, die von *C. vidua* grünlich sind.

b) Aufeinanderfolge der Arten im Laufe des Jahres.

Man kann die Ostracoden biologisch einteilen in solche, die das ganze Jahr über zu leben und sich fortzuflanzten imstande sind und solche, deren Leben auf eine Jahreszeit beschränkt ist. Diese letzteren haben in einem Jahre nur eine (Tab. II, 7 u. 8) oder wenige (Tab. II, 5 u. 6) Generationen, um dann als Ei die 3 anderen Jahreszeiten zu überdauern. Die Arten, die nur eine Generation erleben (Tab. II, 7 u. 8), bedürfen zur Entwicklung der Eier des Eintrocknens. Unter den Arten, die das ganze Jahr leben und sich fortpflanzen können, finden sich solche, die im Freien sich in flachen, austrocknenden Tümpeln aufhalten (Tab. II, 3 u. 4), sich aber im Aquarium das ganze Jahr über halten lassen, auch unter veränderten Bedingungen. Andere wiederum vermögen unter den verschiedensten Bedingungen auch im Freien ihr Leben zu erhalten (Tab. II, 1 u. 2). Die Tabelle II

gibt einen Überblick über die von mir beobachteten Arten in ihrer Lebensfähigkeit.

Tabelle II. Zeitliches Vorkommen.

	Art	Im Freien		Im Aquarium	
			Zahl der Generationen		Zahl der Generationen
1.	<i>Cyclocypris laevis</i> O. F. MÜLL.	das ganze Jahr über	zahlreich	das ganze Jahr über	zahlreich
2.	<i>Cypria ophthalmica</i> JUR.	"	"	"	"
3.	<i>Cyprinotus incongruens</i> RAMD.	Mai—September	2—3	"	"
4.	<i>Herpetocypris strigata</i> O. F. MÜLL.	"	2	"	3—4
5.	<i>Cypridopsis vidua</i> O. F. MÜLL.		?	Mai—November	?
6.	<i>Cypris fuscata</i> JUR.	März—April	1	März—April, vereinzelt später	1—2
7.	<i>Cypris virens</i> JUR.	"	1	März—April	1
8.	<i>Cypris ornata</i> O. F. MÜLL.	Ende März—April	1	Ende März—April	1

Wichtig ist also der Zeitraum, in dem sich die einzelnen Arten im Freien vorfinden und die Anzahl von Generationen, die eine Art im Freien und im Aquarium innerhalb eines Jahres zu erreichen vermag. G. W. MÜLLER (1900) macht auf die Wichtigkeit derartiger Angaben aufmerksam. Bisher wurde dieser Erscheinung wenig Interesse geschenkt. Daß einige Arten in ihrem Vorkommen auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt sind, liegt nicht an dem Wasserstand ihrer Fundstellen; vielmehr ist das kurze Auftreten eine Eigenschaft der betreffenden Art; die Gründe dafür sind also in der Natur der einzelnen Arten zu suchen (siehe Tabelle II).

Man kann in einem Tümpel oder Graben während eines Jahres nacheinander verschiedene Arten auftauchen und wieder verschwinden sehen, so daß eine regelmäßige Artenfolge den Jahreslauf begleitet. Meine Beobachtungen begannen im Oktober. Im Freien fand sich nur *C. ophthalmica* in großer Individuenzahl vor, die im Januar—Februar durch *C. laevis* an Zahl übertroffen wurde. Auf diese beiden kleinen Arten folgten als erste größere Anfang März *C. fuscata* ma. und an anderer Stelle *C. ornata*. 14 Tage später erreichten *C. fuscata* mi. und *C. virens* ihre höchste Individuenzahl. Diese 4 Arten gehen im Laufe des April zurück und machen im Mai den typischen Sommerformen: *H. strigata*, *C. vidua* usw. Platz, die ihrerseits im Herbst den Artenkreis schließen. Je nachdem ob ein Tümpel in der Sonne freiliegt oder dicht beschattet ist, zeigt er die Artenreihe früher oder später im Jahr. In schattigen, kühlen Gräben vermögen sich die Winterarten länger in großer Individuenzahl zu halten. *C. fuscata* taucht z. B. in den Tannentümpeln erst 3 Wochen später auf als in den Wiesengräben. Und ZSCHOKKE (1900) gibt an, daß die Frühlings-Ostracoden der Ebene im Hochgebirge (über 1500 m Höhenlage) Hochsommerformen sind.

Diese Tatsachen ließen es mir im höchsten Grade wahrscheinlich sein, daß die Temperatur der wichtigste Faktor für das Erscheinen und Verschwinden einer Art in einem Graben ist. Um dies zu prüfen, wurden Versuche über das Verhalten gegen Wärme und Kälte angestellt, die aber der Kriegsverhältnisse halber nicht ausgebaut werden konnten.

Als Wärmequelle wurde für die Sommerarten die Sonne benutzt, indem die Gläser mit den Versuchstieren ihren Strahlen ausgesetzt wurden; für *C. virens* und *C. ornata* genügte Zimmertemperatur; für *C. fuscata* wurde der Thermostat zu Hilfe genommen. Es ergab sich, daß *C. ornata* und besonders *C. virens* bei einer Wassertemperatur, die zwischen 16—18° C schwankte, sich höchstens 3 Tage halten ließen, während sie bei einer Wassertemperatur von 11—14° C bis zu 14 Tage am Leben blieben. Bei *C. fuscata* beschleunigte eine Tagestemperatur (des Wassers) von 24° C, die mit einer Nachttemperatur von 11—13° C abwechselte, die Lebensprozesse so, daß die Tiere eine Woche eher starben als die Kontrolltiere; die Einwirkung der Wärme dauerte 11 Tage.

Anders verhält sich *C. vidua* und *C. incongruens*. Sie wurden der direkten Sonnenbestrahlung während des Juli ausgesetzt und entwickelten sich normal, wenn auch beschleunigt weiter. In den

Gläsern nahm das Wasser in den Mittagsstunden eine Temperatur von 34°C an. Bei allen Wärmeversuchen reagierten die Tiere gleichmäßig: zunächst durch eine starke Beweglichkeit, die bei *C. vidua* und *C. incongruens* jedesmal über Mittag ausgelöst wurde, während die beiden anderen Arten nach 2 Tagen in ihrer Bewegung erschlafften, im Glas herumkrochen und nur auf einen Anstoß an das Gefäß hin von ihrer Schwimmfähigkeit Gebrauch machten.

Umgekehrt verhielten sich die einzelnen Arten gegenüber einer Temperaturerniedrigung. Hierüber liegen Versuche von KORSCHOLT (1914) vor, der mit *C. virens* und *Cyclocypris laevis* experimentierte, also mit einer Winter- und einer Frühlingsart. Er stellte fest, daß beide Arten das Einfrieren überdauern können. Nach meinen Feststellungen kann *C. ophthalmica* ebenfalls das Einfrieren aushalten, während *C. incongruens* schon bei $+2^{\circ}\text{C}$ Veränderungen zeigt, die auf Schädigung schließen lassen. Die Farbe der Tiere verblaßt; sie wird wie die absterbender Tiere gelblich. Die Bewegungen erschlaffen; die Tiere liegen mit halbgeöffneter Schale am Boden oder kriechen langsam am Boden hin. Länger als 24 Stunden vermag *C. incongruens* die niedere Temperatur nicht auszuhalten. Wurden die Tiere langsam (innerhalb von 6 Stunden) auf $+2^{\circ}\text{C}$ abgekühlt, dort 2–3 Stunden belassen, und dann allmählich die Wassertemperatur bis auf die Ausgangswärme von 11°C erwärmt, so starben die Tiere nach 2–3 Tagen.

Es ergibt sich somit, daß die Winter- und Frühljahrsarten nicht gegen niedere Temperaturen, sondern gegen hohe sehr empfindlich sind, während die Sommerarten starke Erwärmung wohl überdauern können, wogegen starke Abkühlung tödlich wirkt. Es zeigte sich diese Empfindlichkeit von *C. incongruens* an den Sammelaquarien, in denen im Herbst bei Eintritt der starken Abkühlung in der Hälfte von ihnen *C. incongruens* vollständig verschwand, um erst im Mai des folgenden Jahres wieder aufzutreten.

Ein Vergleich mit Tabelle II zeigt ohne weiteres, daß das zeitliche Vorkommen der Arten im Freien in solche Zeiten fällt, die in der Regel die für die betreffende Art schädliche Temperatur nicht mit sich bringt.

c) Bewegung.

Die Cypriden besitzen 3 Möglichkeiten der Ortsbewegung: das Schwimmen, Kriechen und Eingraben. Mit Ausnahme der Candoninen und einiger Cyprininen (*Herpetocypris*, *Darwinulida*, *Paracypris*-

dopsis, *Potamocypris*, *Ilocypris*, *Bradyi*), die nicht schwimmen können, da ihnen die Schwimmborsten an der 2. Antenne fehlen, sind alle Süßwasser-Ostracoden imstande, diese 3 Bewegungsarten auszuführen. Je nach der Lebensweise überwiegt eine von ihnen die beiden anderen. Gute Schwimmer sind vor allem die kleineren Formen und einige Arten der Gattung *Cypris*. Bei ihnen überragen die Schwimmborsten der 2. Antenne die Endklauen der beiden distalen Glieder und die 1. Antenne erreicht, wenn man die Länge der Borsten mitrechnet, fast die Länge der ganzen Schale. Als Beispiel mögen die Größenverhältnisse dreier Formen dienen, es beträgt bei:

Art	Länge der 1. Antenne		Gesamtlänge der 1. Antenne	Länge der Schale	Länge der Schwimmborsten der 2. Antenne
	Glieder	Borsten am 6. und 7. Glied			
<i>Cypridopsis vidua</i>	0,25 [̄]	0,37 _̄	0,62	0,7 _̄	0,27 _̄
<i>Cyprinotus incongruens</i>	0,6	0,7 _̄	1,3 _̄	1,4 _̄	0,3
<i>Herpetocypris strigata</i>	0,5 _̄	1,0 _̄	1,5 _̄	2,0 _̄	

Die Striche unter (bzw. über) den Zahlen geben eine Abrundung der letzten Stelle nach oben (bzw. nach unten) an.

Die Länge der 2. Antenne kann nicht zum Vergleich herangezogen werden, da sie bei allen 3 Bewegungsarten gebraucht wird, besonders stark beim Kriechen und Eingraben.

Um die Beteiligung der einzelnen Extremitäten an der Ortsbewegung festzustellen, wurden die Tiere außer mit freiem Auge unter der Lupe und dem Mikroskop beobachtet. Neben der Untersuchung unter normalen Bedingungen fand diese — um die Schwimbewegungen zu verlangsamen — besonders bei den älteren Stadien, bei geringer Wassermenge, bei schwachem Zusatz von Glycerin und Kokain statt. Diese beiden Chemikalien haben geringen schädigenden Einfluß auf die Tiere. Das Kriechen, Klettern und Eingraben geschieht so, daß man es bei einiger Mühewaltung unter normalen Bedingungen in den kleinen Petrischalen oder in Uhrschälchen, deren Boden einige Millimeter dick mit Sand oder Humus bedeckt sind, beobachten kann.

1. Schwimmen.

Während Copepoden und Cladoceren sich im Wasser schwebend zu halten vermögen und darum zum Plankton gerechnet werden, sind die Ostracoden genötigt, sich durch beständige Bewegung ihrer Gliedmaßen im freien Wasser zu halten. Ihre Bewegung ist darum eine kontinuierliche im Gegensatz zu der ruckweisen der beiden oben genannten Gruppen. Die Schwere der starken Schalen zieht die Ostracoden, sobald die Bewegung der Antennen aufhört, in schnellem Fall zu Boden. Durch die starken Anforderungen besonders an die ersten Extremitätenpaare wird deren gut entwickelte Muskulatur und ihr kräftiges Chitingerüst sowie das der Kopfregion erklärlich.

Am regelmäßigsten sind die Schwimmbewegungen im 1. Stadium. Hier dienen nur die beiden Antennenpaare als Bewegungsorgane, während das 3. Extremitätenpaar vollständig in die Schale eingeschlagen wird und dort bewegungslos verharret. An Ausdauer und Geschwindigkeit tut es das 1. Larvenstadium den älteren fast gleich. Die Bewegungsbahn zeigt schon hier durch schnelles, anhaltendes und gleichmäßiges Schlagen der Antennen eine Stetigkeit, die das Schwimmen der Ostracoden so auffallend von dem der Copepoden und Cladoceren unterscheidet. Die besondere Regelmäßigkeit der Antennenbewegung im 1. Larvenstadium beruht darauf, daß stets die beiden Antennen ein und derselben Seite gleichzeitig geschlagen werden, z. B. die 1. rechte nach oben, die 2. rechte nach unten, während die beiden linken zu gleicher Zeit die umgekehrt gerichtete Bewegung ausführen, also aufeinander zugeführt werden. Die Bewegungsbahn müßte, verursacht durch das wechselseitige Schlagen bald nach rechts, bald nach links von der geraden Richtung abweichen. Da das Schlagen sehr schnell geschieht, resultiert aber eine fast geradlinige Bewegung. In allen folgenden Larvenstadien und bei dem ausgebildeten Tiere fällt diese Gleichzeitigkeit der Bewegung fort, die Antennen schlagen unregelmäßig. Wie ZENKER an den ausgebildeten Tieren beobachtet hat, so werden auch von allen Larven die Borsten der ersten Antennen beim Aufwärtsschlagen passiv soweit wie möglich gespreizt, so daß der Widerstand, den die Antennen beim Aufwärtsschlagen, bei ihrer Bewegung findet, stark vergrößert wird, bei dem Abwärtsschlagen dagegen in einem Büschel zusammengelegt, um den Wasserwiderstand zu verringern.

Die Hauptkraft der Bewegung liegt bei der 1. Antenne im Emporschlagen, bei der 2. Antenne im Schlag nach unten. Dem

Vorwärtsschleudern dient vor allem die 2. Antenne, während die 1. durch schwächeres Schlagen vor allem für eine kontinuierliche Bewegungsrichtung sorgt und ihr Einfluß auf die Ortsveränderung weit geringer ist. Diese Tatsache zeigt sich darin, daß das vordere Antennenpaar, wenn die Tiere (auf dem Objektträger) nur mit einer Antenne schlagen, eine sehr schwache Ortsbewegung und starke Drehung der Achse des Tieres nach unten verursacht, die 2. Antenne dagegen einen kräftigen Ruck nach vorn und eine Drehung nach oben hervorruft. Die stärkere Wendung des Vorderendes nach unten ist nötig, damit die Achse des Tieres horizontal gestellt bleibt; denn ihr Schwerpunkt liegt ungefähr in der Mitte ihrer Länge. Die 1. Antenne muß also durch Abwärtsdrehung des Vorderendes das Gewicht des hinteren Körper- und Schalentails kompensieren, das ebenfalls nach abwärts zieht. So wird ein Umkippen nach rückwärts, was ohne die 1. Antenne eintreten müßte, vermieden. Die Beteiligung der 1. Antenne an der Schwimmbewegung ist also im wesentlichen nur eine indirekte. Von den älteren Autoren wird sie als Hauptruderorgan aufgefaßt, während G. W. MÜLLER (1893) von ihrer Beteiligung am Schwimmen bei marinen Cypriden schreibt: „Es liegt nahe, an eine Mitwirkung der ersten Antenne beim Schwimmen zu glauben, doch habe ich mich wenigstens bei zwei Formen (*Sarsiella levis*, *Philomedes interpuncta*), für welche die Annahme noch besonders berechtigt erscheinen mag, überzeugen können, daß die genannte Gliedmaaße keinerlei Antheil an der Schwimmbewegung nimmt. . . . Wirkt schon bei diesen beiden, durch besondere Beweglichkeit ausgezeichneten Formen die erste Antenne beim Schwimmen nicht mit, so wird man erst recht nicht an eine Betheiligung bei den weniger gewandten Schwimmern glauben.“ Ein gleiches habe ich für die Süßwasser-Ostracoden oben ausgeführt: die 1. Antenne ist im wesentlichen nur indirekt an der Schwimmbewegung beteiligt.

2. Kriechen.

Das Kriechen ist dem Schwimmen ähnlich. Es wird mit den beiden Antennenpaaren ausgeführt, die Unterstützung finden durch das 1. Beinpaar; bei den jüngeren Larvenstadien, die dieses noch nicht besitzen, tritt dasjenige Extremitätenpaar dafür ein, das die hakenförmige Klaue trägt, also im 2., 3. und 4. Entwicklungsstadium die Furcalanlage, im 5. das Maxillarfußpaar, dessen Taster hier als Bein entwickelt ist, im 6., 7., 8. Larvenstadium und beim

ausgebildeten Tier das 1. Beinpaar und in wachsendem Maße die Furca. Die Bewegung vollzieht sich auf folgende Art: die 1. Antenne schlägt etwas langsamer als beim Schwimmen tastend auf und ab. Mit der 2. Antenne zieht sich das Tier mit Hilfe der Klauen vorwärts, während die Hakenborste des 1. Beinpaares (bei den jüngeren Stadien das entsprechende Glied) als Nachschieber dient, der von Zeit zu Zeit von der Furca unterstützt wird. Je nach der Lebhaftigkeit der Tierart, die außerdem auch von der Temperatur abhängig ist, vollzieht sich das Kriechen in demselben Tempo wie das Schwimmen, so daß es zunächst gar nicht davon zu unterscheiden ist, oder aber die Vorwärtsbewegung ist sehr langsam wie etwa bei *Herpetocypris strigata*. Bei guten Schwimmern wechselt das Kriechen und Schwimmen ständig ab, so daß die Tiere mehr dicht über den Boden hinschwimmen als ihn tatsächlich berühren; dies gilt bei Temperaturen über 18—20° C für *Cypridopsis vidua* und *Cyprinotus incongruus*. Bei trägen Formen ist das Kriechen dem Eingraben sehr ähnlich (*Herpetocypris*, *Candona*). Selbst die Arten mit großen schweren Schalen, z. B. *Herpetocypris strigata*, besitzen wie die behenderen Formen die Fähigkeit, an den glatten Glaswänden der Gefäße emporzuklettern. FASSBINDER (1912) gibt an, eine *Cypris fuscata* 1½ Stunden lang 5 mm über dem Wasserspiegel beobachtet zu haben; zu diesem Verlassen des Wassers gehört offenbar eine große Anklammerungsfähigkeit an die Unterlage.

3. Eingraben.

Die meisten Ostracodenarten des süßen Wassers leben in den Humusbestandteilen des Bodens der Gewässer, meistens in der Uferzone. Nach kurzer Zeit kehren auch die besten Schwimmer auf den Boden zurück, um sich alsbald einzugraben. Die 1. Antenne hat hierbei die Aufgabe, die im Wege liegenden Boden- und Humusteilchen und Algen nach hinten zu schieben. Die Antennen drehen sich mit ihren Geißelgliedern nach den Seiten auseinander und heben so im Aufwärtsbewegen die störenden Bodenteilchen über die Schale seitlich nach hinten und geben dadurch dem Tiere einen Ruck nach abwärts und vorn. Die 2. Antenne bewegt sich wie beim Kriechen und schiebt das Tier mittels seiner Klauen nach vorn und unten; sie wird auch hier von dem 1. Beinpaar (bzw. dem klauentragenden Extremitätenpaar bei den jüngeren Larvenstadien) unterstützt, und die Furca dient als starker Stemmer, der das Tier nach vorn schiebt. Das Eingraben konnte nur bei großen Formen (*Herpetocypris strigata*,

Cypris virens, *Cyprin. incongruens*) untersucht und genau beobachtet werden; die kleineren Arten vollziehen es so schnell, daß die Bewegungen der einzelnen Gliedmaßen nicht festzustellen waren.

Das Anklammern an feste Gegenstände geschieht bei allen Arten in gleicher Weise mittels der 2. Antenne, des Mandibulartasters, des 1. Beinpaares und der Furca. Wenn sich die Tiere in Ruhe befinden, setzt die Antenne ihre langsamen Schläge tastend fort, die Ladenteile der Mandibel und Maxille bewegen sich kauend gegeneinander; ihre Tätigkeit setzt nicht aus weder während der Ortsbewegung noch in Ruhe und erlischt bei sterbenden Tieren erst unmittelbar vor dem Tode. Mit der Maxille wird auch ihr Kiemenanhang bewegt, der für die Erneuerung des Atemwassers im Schalenraum sorgt. In ständiger Bewegung befindet sich, bei den ruhenden Tieren ist dies besonders gut zu beobachten, der Putzfuß; er reinigt den hinteren Schalenraum und kämmt über die Maxillarkiemenplatte hin; besonders gut ist dies bei *Herpetocypris strigata* zu verfolgen, deren langgestreckte Schale dem Putzfuß einen großen Spielraum gibt.

Die Furca beseitigt durch ihren Schlag die größeren Fremdkörper und die Abfallstoffe aus dem Schalenraum.

Werden die Tiere erschreckt (durch einen Stoß an das Gefäß z. B.) so lassen sie sich zu Boden sinken und schließen die Schalen fest zu; dabei klappt stets eine kleine Spalte am Vorderende, durch die die 1. Antenne herausragen kann, und eine Spalte am Hinterende, die das Hervorstrecken des 1. Beinpaares gestattet.

Der verschiedene Grad von Beweglichkeit der verschiedenen Arten führt WOLTERECK (1898) zu einer biologischen Einteilung der Süßwasser-Ostracoden, die der Vollständigkeit halber hier erwähnt sei. „Das biologische Charakteristikum der Cypriden ist die tiefgreifende biologische Verschiedenheit morphologisch relativ nahestehender Formen.“ Seine Einteilung lautet:

1. Pelagische Lebensweise (*N. monacha*);
2. Freies Schwimmen ohne besondere Bevorzugung der Oberfläche (*C. ovum*, *C. punctata*, *C. incongruens*, *C. vidua*);
3. Kriechen an Wasserpflanzen und auf dem Schlamm (*C. reptans*);
4. Kriechen auf dem Grunde, unter der Schlammdecke (*Cand. candida*).

Mir scheint die Einteilung in Arten mit und in solche ohne Schwimmvermögen und Schwimmborsten einfacher und besser

durchführbar, da manche Arten in WOLTERECK's Schema schwer einzuordnen sind, wie z. B. *H. strigata*, die sowohl zu 3 als zu 4 gehören.

d) Entwicklungs- und Lebensdauer.

Den Ausgangspunkt meiner Untersuchungen bildete das Problem der Lebensdauer im Hinblick auf die neueren von E. KORSCHOLT gegebenen Anregungen. Da ich meine Arbeit im Oktober begann, hatte ich nur kleine Arten zur Verfügung: *Cypria ophthalmica* und *Cypridopsis vidua*. Es kam nun zunächst darauf an, von ihnen Eier zu erlangen und möglichst auch den Zeitpunkt ihrer Ablage festzustellen, um alsdann die folgende Generation ab ovo beobachten zu können. Zwar hielt ich die Tiere lange Zeit, doch war nie die Eiablage zu beobachten. *C. vidua* lebte als ausgewachsenes Tier: 113, 53, 47, 40 Tage und kürzere Zeit. Eine *C. vidua* mit Eiern wurde am 15./3. 1918 isoliert; am 18./4. sah ich junge Tiere im 1.—3. Larvenstadium, die am 30./5. ausgewachsen waren.¹⁾ Die Tiere lebten 134, 100 Tage und weniger. Ein exaktes Arbeiten war mit diesen kleinen Formen nicht möglich, da sich die ersten Entwicklungsstadien der Beobachtung zu leicht entziehen durch ihre geringe Größe (bei *C. vidua* besitzt das 2. Larvenstadium eine Höhe von 0,115 mm, eine Länge von 0,16—0,165 mm [CLAUS, 1868]). Außerdem dienen ihnen die Bodenteilchen, Algen und sonstige Pflanzen zu willkommenem Versteck. Von einer andersartigen Versorgung der Zuchtgläser, wie sie etwa durch Fütterung mit Kartoffelstücken (MÜLLER-CALÉ, 1913; WEISMANN, 1880; WOLTERECK, 1889) bewerkstelligt worden ist, wurde Abstand genommen, da sie mit den natürlichen Bedingungen zu wenig im Einklang steht.

Erst im März treten größere Arten auf (s. Tabelle II); die Versuche scheiterten, da sich diese Formen wie oben berichtet wurde, nicht längere Zeit halten lassen.

Die erste zeitlich genaue Feststellung der Eiablage gelang mir bei *C. fuscata* ma. An der Fundstelle dieser Art waren von *Rana fusca* große Laichmassen abgesetzt worden. Um zu sehen, ob die Ostracoden zu den Eiern irgendwelche Beziehung haben, wurden den Zuchtgläsern einige dieser Eikugeln beigelegt. Am anderen Morgen fanden sich auf ihnen Eihaufen von *C. fuscata*. Aber nur in 2 Gläsern schlüpfen 1 bzw. 2 junge Tiere aus. Allerdings kann

1) Ähnliche Zahlen ergaben sich für *C. ophthalmica*.

man aus dem Vorkommen im Freien schließen, daß sich das Leben der *C. fuscata* *ma* und *mi*, *C. virens* und *ornata* innerhalb von 2 Monaten, also ungefähr von 60 Tagen abspielen muß.

Auch *Candona candida* und *Herpetocypris strigata* eignen sich trotz ihrer Größe nicht gut zur Erforschung der Lebensdauer. Da sie beide im Boden der Gewässer leben, muß man sie aufstören, um sie sehen zu können. Einerseits ist dies ein stets wiederholter Eingriff in ihre Lebensgewohnheiten, andererseits entgeht das Auskriechen der Eier und die Häutungen zu leicht der Beobachtung.

So währte es bis Anfang Mai, ehe eine Art gefunden war, die sich durch ihre Lebensweise und Größe zum Züchten und Beobachten geeignet erwies. Zunächst aber mußte für diese Art, *C. incongruens*, die Größe und Ausbildung ihrer Entwicklungsstadien bestimmt werden. Da die Tiere mit dicken undurchsichtigen Schalen versehen sind, konnte die Bestimmung des Larvenstadiums zunächst nur durch Präparation der abgetöteten Tiere erfolgen. Dies mußte so lange geschehen, bis genügend Vergleichszahlen vorlagen, daß man imstande war, mit ihrer Hilfe die Larvenstadien allein durch ihre Größe zu bestimmen. Die Ausmessung geschah unter dem Mikroskop auf einem Objektträger mit wenig Wasser; doch mußte sehr vorsichtig und schnell verfahren werden, damit die Tiere durch diese Behandlung nicht Schaden nahmen.

Wegen der erheblichen Schwierigkeiten ist es mir nicht verwunderlich, daß Angaben über die Entwicklungszeit und Lebensdauer bei Süßwasser-Ostracoden sehr spärlich sind. JURINE (1820) gibt an, daß die Eier 8 Tage, STRAUSS (1821), daß sie $4\frac{1}{2}$ Tage, nach Wiederbefeuchtung 4—5 Tage, bis zum Ausschlüpfen brauchen. G. W. MÜLLER (1880) beobachtete, daß eine *Cypris* am 13. Sept. Eier ablegte, die zwischen dem 21.—23. Sept. ausschlüpften. Die Vermehrungsfähigkeit von *C. ornata* schätzt er auf 200—300 Nachkommen; ein Tier legte an einem Tag 20 Eier.

Bei *C. aurantia* fand die letzte Häutung am 20./8., die Eiablage am 3./9.—14./10. statt. Die Geschlechtsreife trat bei *C. ornata* 5 Wochen nach dem Verlassen des Eies, bei *C. candida* über 2 Monate danach statt. FASSBINDER (1912) gibt Zahlen an, die er an 16 Larven von *C. pubera* gewonnen hat. Nach diesen beträgt die Dauer des 8. Entwicklungsstadiums durchschnittlich $20\frac{1}{2}$ Tage. MÜLLER-CALÉ (1913) berichtet, daß *C. incongruens* in seinen Kolonien 1—2 Monate lang in großer Individuenzahl auftrat, um dann völlig

zu verschwinden. Nach 1 Monat etwa trat die Art wieder in größerer Menge auf.

Ich beobachtete sämtliche Larvenstadien. Zur Veranschaulichung der von mir gewonnenen Zahlen gebe ich eine Tabelle; die Werte wurden an 140 Individuen der Art *C. incongruens* gefunden, die sich parthenogenetisch entwickelt hatten. Die Beobachtungen erstreckten sich über 2 Sommer.

Tabelle III. Entwicklungs- und Lebensdauer von *C. incongruens* (in Tagen angegeben).

Entwicklungs- stadium	Minimal- und Maximalwert	Durch- schnittswert
I.	2—6	3
II.	2—5	4
III.	2—6	4
IV.	4—8	7
V.	3—9	7
VI.	6—9	8,5
VII.	6—15	10
VIII.	7—15	11
IX.	15—48	35
Lebensdauer	47—121	89,5

Die 1. Zahlenreihe zeigt durch die Maximal- und Minimalwerte die großen Schwankungen in der Dauer eines Stadiums bei den verschiedenen Individuen. Die nächste Reihe gibt die Durchschnittswerte für diese Stadien aus der Summe der durch die Gesamtheit der beobachteten Tiere gewonnenen Zahlen. Die Entwicklung ver-

läuft nicht so, daß ein Tier während aller Stadien etwa die geringste oder längste Zeitdauer braucht, sondern die an einem Tier für die einzelnen Stadien gewonnenen Werte pendeln jeweils um das Durchschnittsmaß auf und ab. Nur 1 Tier erreichte das Ende seines Larvenlebens in dem fast theoretisch kürzesten (dieser ist 33 Tage) Zeitraum von 39 Tagen. Die durchschnittliche Lebensdauer beträgt 89,5 Tage.

Am meisten schwanken die Werte für die Zeitdauer von der Ablage des Eies bis zu seinem Ausschlüpfen. Bald verließen die Larven nach 2 Tagen die Eihülle, bald dauerte es Wochen bis zum Ausschlüpfen. Aus diesem Grunde wurden in der Tabelle diese Zeiträume nicht mit in Rechnung gesetzt, sondern Entwicklungszeit und Lebensdauer erst von dem Beginn des 1. Larvenstadiums an gezählt.

e) Beziehungen zu anderen Wassertieren.

Sehr günstigen Einfluß auf den Zustand der Zuchtgläser hat das Vorhandensein größerer, den Ostracoden nicht feindlicher Wassertiere. Vor allem gedeihen sie gut bei Anwesenheit von Schnecken, dies gilt für *C. incongruens*, *H. strigata* und *C. vidua*. Die erstgenannte Art wurde in einigen Gläsern nur mit Algen gefüttert, die den Darmkanal von *Limneus* und *Planorbis* passiert hatten, und gedieh bei dieser Fütterung vorzüglich. Einen fördernden Einfluß hat auch *Dytiscus marginalis* gezeigt; wahrscheinlich sagt Ostracoden bakterienreiche Nahrung am meisten zu. Molchen und ihren Larven, Fröschen und Fischen dagegen dienen Ostracoden als Nahrung. So wurde ein Stichling und junge Larven von *Molge vulgaris* mit *C. incongruens* gefüttert und groß gezogen. Schädlinge der Ostracodenzuchten sind auch die kleinen Wassertiere: Copepoden, Daphniden und Rotatorien. Treten Daphniden in großer Zahl auf, so sind im Freien und im Aquarium die Ostracoden nicht imstande sich zu halten. Während die Daphniden nur durch ihr zahlreiches Auftreten ihnen Futtermangel bereiten, werden Cyclopiden und Rotatorien ihren Eiern gefährlich; sie durchbohren die Eischalen und fressen den Inhalt heraus. Mit Vorliebe sieht man deshalb die beiden oben genannten Tiergruppen auf den Ostracodeneiern herumkriechen.

Gefährlich für die kleinen Arten und die Larven der großen ist auch *Hydra viridis*. In dem ersten oben genannten Wiesengraben trat sie in sehr großer Zahl auf. Selbst die alten Ostracoden (*C. fuscata*) schlossen bei einer Berührung mit *Hydra* die Schalen.

C. fuscata und *C. virens* verharren nach einem Zusammenstoß mit ihr minutenlang bewegungslos. Larven und *C. laevis* werden von den Hydren vollständig verschluckt.

Von den Protozoen fanden sich vor allem Ciliaten in großer Zahl in den Zuchtgläsern, ebenso *Actinosphaerium* und beide *Volvox*-Arten (mit *H. strigata*); doch sind sie ohne Einfluß auf die Zuchten geblieben. *Epistylis* siedelt sich häufig auf den gut schwimmenden Arten an (*C. vidua* usw.), während die im Boden grabende *H. strigata* stets eine vollkommen reine Schale zeigt. Sterbende Ostracoden sind nach Erschlaffung der Schalenmuskulatur ganz mit Rotatorien und Protozoen erfüllt. An die Leichen setzen sich selbst die Artgenossen zum Fraß, wie sie überhaupt faulende Tier- und Pflanzenteile besonders eifrig aufsuchen.

Morphologie.

a) Die Metamorphose.

Über die nachembryonale Entwicklung der Süßwasser-Ostracoden liegen nur wenige Arbeiten vor. Die älteste Arbeit, die alle Stadien wiedergibt und beschreibt, ist die von CLAUS (1865 und 1868). Er untersuchte 3 Formen: *Cypris ovum*, *C. fasciata* und *C. vidua*. Zwar finden sich vereinzelt Abbildungen junger Tiere bei LILJEBORG, FISCHER und ZENKER, bei CLAUS jedoch zum ersten Male der gesamte Entwicklungsgang. Der Vollständigkeit seiner Darstellung tut nur die eine Tatsache Abbruch, daß er nicht die sämtlichen Stadien einer einzigen Art abbildet und beschreibt. (Wenn man die Stadien mit römischen Ziffern bezeichnet, so betreffen seine Abbildungen von *C. fasciata* II—VII, IX; *C. vidua* II oder III, IV; *C. ovum* I, II, IV.) Da sich in Einzelheiten mancherlei Ungenauigkeiten finden, erscheint es wohl angebracht, eine nochmalige eingehende Beschreibung der Entwicklung der Süßwasser-Ostracoden an Hand einer Form zu geben.

Nach CLAUS ist nur noch die Monographie von G. W. MÜLLER (1894) zu nennen, die sich zwar mit marinen Ostracoden beschäftigt, in der aber vergleichsweise in dem Abschnitt über die Entwicklung die Süßwasserformen herangezogen und entweder ganz oder Teile von ihnen abgebildet werden. Doch fehlen die exakten Bestimmungen, welcher Art die untersuchten Tiere angehören. Über die Methode, durch die MÜLLER die Entwicklungsstadien erhalten hat,

schreibt er: „Ich habe die Larven dieser Arten“ (*pubera*, *virens*, *ornata*, *jurinii*) „erst erhalten, nachdem ich zwischen Grashalmen etc. eines im Laufe des Sommers ausgetrockneten und zum Theil wieder mit Wasser gefüllten Teiches, welcher verschiedene große Arten in Menge beherbergt, eine Anzahl Eier herausgesucht hatte Diese schlüpften zum Theil aus. Leider kann ich bei dieser Art der Untersuchung nicht angeben, zu welchen Arten die Larven gehören.“

Meinen Untersuchungen liegt die Entwicklung von *Cyprinotus incongruens* RAMD. zugrunde; die Tiere wurden aus den Zuchtgläsern genommen. Zum Vergleich wurde *Herpetocypris strigata*, *C. virens* und ältere Stadien von *C. vidua* herangezogen.

1. Larvenstadium.

Das 1. Entwicklungsstadium wird von den Autoren als Nauplius angesprochen. Diesen Namen verdankt es lediglich seinen 3 Paaren von Extremitäten. Die Übereinstimmung der 1. Larvenform der Ostracoden mit echten Nauplien, wie wir sie bei Phyllopoden, Copepoden und Cirripeden finden, ist meiner Meinung nach sehr beschränkt. Denn bei den echten Nauplien sind die Extremitäten Spaltfüße mit Ausnahme der 1. Antenne, die ja nie Spaltfußcharakter zeigt; während bei Ostracoden alle 3 Gliedmaßen einästig sind. GIESBRECHT (in A. LANG) nennt darum mit Recht das 1. Larvenstadium einen „atypischen Nauplius“. Den 2. Ast, den G. W. MÜLLER als Außenast bezeichnet, habe ich bei den von mir untersuchten Arten nicht finden können; auch CLAUS erwähnt ihn nicht; sein Vorkommen wird auf marine Formen beschränkt sein. Da schon das 1. Larvenstadium, wenn es die Eihülle verläßt, von einer 2klappigen Schale umschlossen wird, ist auch der Habitus des Tieres ein anderer als der eines echten Nauplius. Übereinstimmung mit diesem findet sich in dem Bau des Auges, das hier wie auch bei den erwachsenen Tieren 3 theilig wie beim echten Nauplius ist. Nach CLAUS soll das Medianauge im 1. Entwicklungsstadium nur 2 Linsen besitzen, meinen Untersuchungen nach ist auch hier schon die 3. vorhanden.

Exkretionsorgan ist bei den Süßwasser-Ostracodennauplien wie bei den echten Nauplien die Antennendrüse, die bei den Ostracoden mit ihrem Nephridialgang und Cölomsack in der Schalenduplikatur liegt. Sie wird ihrer Lage wegen auch Schalendrüse genannt, doch ist sie nicht mit der gleichnamigen Drüse der Phyllopoden zu

homologisieren, da diese als „Kieferdrüse“ dem 2. Maxillarsegment angehört.

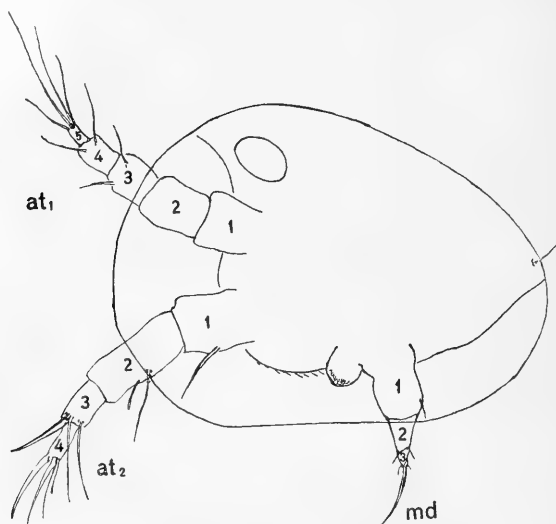


Fig. A. 1. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. at. 1 1. Antenne. at. 2 2. Antenne. md Mandibel.

Die Länge des 1. Entwicklungsstadiums (Fig. A) beträgt bei *C. incongruens* 0,19 mm, die Höhe 0,14 mm [nach CLAUS besitzt bei *Cypris ovum* die Schale der ausgeschlüpften Larve eine Länge von 0,132 mm bei einer Höhe von ca. 0,1 mm]. Meine Zahlenangaben sind nur als Vergleichswerte nicht als absolute Maße zu verstehen. Die einzelnen Zuchtgläser zeigten bei den älteren Stadien erhebliche Unterschiede, die durch den verschiedenen Zustand des Wassers in den Gläsern, die durch den Standort bedingte Temperatur und die verschieden große Nahrungsmenge bedingt werden. Doch vermögen die Zahlen, da sie von Tieren ein und derselben Zucht als Durchschnitt und Mittel einer großen Zahl verschiedener Werte gewonnen sind, ein Bild der jeweiligen Größenzunahme zu geben. Der Unterschied der Maximal- und Minimalwerte innerhalb einer Zucht von deren Mittelmaß betrug in der Regel nur Hundertstel Millimeter.

Die Schale des 1. Stadiums zeigt (wie auch ZENKER, CLAUS und G. W. MÜLLER angeben,) ihre größte Höhe vor der Mitte des Tieres. Während sich der Vorderrand fast zu einem Halbkreis rundet, fällt die Schale nach hinten flach ab. Ihre Struktur zeigt dasselbe Bild wie bei den erwachsenen Tieren: einzelne Felder, die von feinen

Poren durchsetzt sind; doch fehlen im 1. Stadium die Borsten auf der Schalenfläche; am Hinterende trägt der Schalenrand eine einzige Borste. Die Schale ist noch recht weich, was auf die fast ganz mangelnde Einlagerung von Kalk zurückzuführen ist.

Der hindurchschimmernde reichlich vorhandene Dotter bedingt eine Rot- oder Orangefärbung.

Die 1. Antenne (Fig. Aat_1) ist 5gliederig, wenn man den kolbigen Ansatzteil (wie CLAUS [CLAUS zählte nur 4 Glieder] und G. W. MÜLLER) als Glied mitrechnet. Nur die 3 äußersten Glieder tragen Borsten: Das 3. und 4. je eine, das 5. zwei lange und zwei kurze. Die Reihenfolge, in der die Glieder numeriert werden, gibt Fig. A an. Die 2. Antenne (Fig. Aat_2) weist 4 Glieder auf. Das basale trägt eine lange Borste, das 2. auf halber Höhe eine gleiche und unmittelbar darüber eine kleine und noch schwach entwickelte Sinnesborste. Dem 3. Glied sitzen 3 Borsten auf, die der Locomotion vor allem beim Schwimmen dienen, und an dem letzten Gliede sitzen eine lange starke und eine schwächere Hakenborste und 2 kleine glatte Borsten. Mit den beiden Klauen schiebt sich das Tier beim Klettern und Kriechen vorwärts und kann sich mit ihnen an der Unterlage fest verankern.

Zwischen der 2. Antenne und der Mandibel tritt die Oberlippe hervor mit ihrer starken Beborstung, deren Funktion mir durch Beobachtung der Tiere nicht klar geworden ist. Möglich wäre es, daß es sich um Sinnesborsten handelt, die die Funktion der Borsten des Mandibeltasters haben, da sie bei weit geöffneter Schale beim Kriechen den Boden zu erreichen scheinen. Das 3. Extremitätenpaar (Fig. Am_d u. Fig. B) zeigt mehr die Gestalt eines Klammer- und Kriechfußes als die einer Mandibel. Die Autoren halten das beinartige Gebilde für homolog dem Mandibeltaster. Es besteht aus 3 Gliedern, deren jedes an seinem distalen Rande 2 kleine Borsten, dessen letztes Glied eine lange nach vorn gekrümmte Hakenborste trägt. Dem basalen Teile sitzt ein knospenförmiges Gebilde auf, das oral also nach vorn gerichtet ist. Es stellt die Anlage der Kaulade dar. Da in dem 1. Entwicklungsstadium die Nahrungsaufnahme vollständig zu fehlen scheint — der Beweis wurde gebracht durch Isolieren der Tiere in Gläsern ohne Nahrungsstoff, in denen sie zu gleicher Zeit wie die Kontrolltiere zur Häutung schritten —, so ist hier wohl die Kaulade noch funktionslos. Sie zeigt eine durchschimmernde Reihe von Chitinzähnen in ihrem Innern, ist aber an ihrem Außenrande glatt. CLAUS spricht von einem gekerbten Basalfortsatz und bildet ihn auch der Angabe entsprechend ab. Meine Beschreibung

stimmt mit der Abbildung von G. W. MÜLLER überein. CLAUS meint, daß die Mandibel der Fortbewegung diene. Meinen Erfahrungen nach findet der Taster nur Verwendung, wenn sich die Tierchen in Ruhe befinden, sich fest verankern, während er beim Schwimmen und Kriechen vollständig in den Schalenraum eingeschlagen getragen

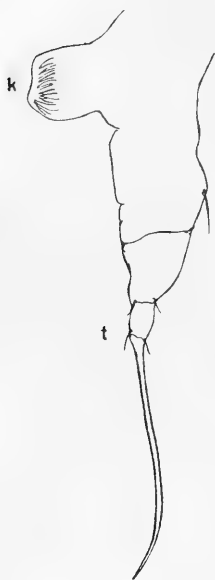


Fig. B. Mandibel des
1. Stadiums von *Cypri-
notus incongruens*. k
Kaulade. t Taster.
490 : 1.

wird und sich an der Bewegung nicht beteiligt. Nähere Beobachtungen über die Bewegung finden sich in dem diesbezüglichen Abschnitt. Kiemenanhänge an der Mandibel und Zweifästigkeit der 2. Antenne konnte ich bei *C. incongruens* nicht feststellen. Erstere werden leicht durch herausgezupftes Bindegewebe und Muskulatur vorge-täuscht. Von inneren Organen ist nur der Darm ausgebildet. CLAUS gibt folgende eingehende Darstellung dieses Organsystems, die vollkommen mit meinen Beobachtungen übereinstimmt: „An dem fast im Kreise gebogenen Darmkanal lassen sich bereits die drei Hauptabschnitte nachweisen, der Oesophagus, Magen und Darm. Die Speiseröhre beginnt mit der Mundöffnung unter der großen helmartig vorstehenden Oberlippe und zeichnet sich sowohl durch die kräftige Muskulatur ihrer Wandung als durch das enge Lumen der inneren Chitinhaut aus. Der mittlere als Magen bezeichnete Abschnitt entbehrt noch der blindsackförmigen Anhänge, welche sich beim ausgebildeten Thiere als lange Leberschläuche in den Raum der Schalenklappen hinein erstrecken und umschließt eine helle, fettartig

glänzende, zuweilen mehrfach getheilte Kugel, welche als Dotterrest zu betrachten sein möchte. Der engere Darm füllt die hintere Partie des Körpers aus und mündet in der Afteröffnung nach außen.“ Unterhalb des Auges liegt eine Anzahl kleiner Fettkugeln. Außer der Muskulatur, die der Bewegung der Extremitäten dient, finden sich die quer den Körper durchsetzenden Schalenschließmuskel vor, die in etwa 4 elliptischen Flächen an der Schale ansetzen.

2. Larvenstadium.

Eine Häutung führt zum 2. Larvenstadium (Fig. C). Die Länge der Schale beträgt bei *C. incongruens* 0,25 mm, ihre Höhe 0,176 mm

(*C. ovum* und *vidua* besitzen nach CLAUS eine Länge von 0,16—0,165 mm bei einer Schalenhöhe von 0,115 mm; die Schale von *C. fasciata* ist 0,27 mm lang und 0,1 mm hoch). Die Schalenstruktur hat sich nicht wesentlich verändert, nur die Randsäume und -leisten sind hier, wenn auch schwach, entwickelt. Der Hinterrand trägt, wie im

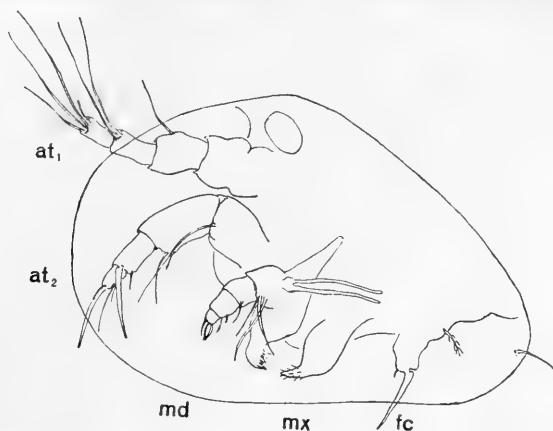


Fig. C. 2. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. A. mx Maxille. fc Furca.

1. Stadium eine Borste auf jeder Schalenhälfte. Wie CLAUS beobachtet hat, ist im 2. Entwicklungsstadium die Schale durch etwas stärkere Einlagerung von Kalk brüchig geworden. Die Farbe der Tiere hat sich sehr stark aufgehellt. Sie erscheinen schwach gelblich, fast durchscheinend, eine schwache Pigmentierung hat begonnen. Da die Extremitäten noch zarter als die Schale sind, entziehen sie sich auch bei diesen — wie bei den älteren stark pigmentierten Stadien — der Beobachtung am ganzen Tiere, und man muß sie herauspräparieren, wenn man sie sich zur Anschauung bringen will.

Das Auge befindet sich unmittelbar vor der größten Höhe der Schalenhälften, die wiederum ein wenig vor der Mitte des Tieres liegt. ZENKER, dem diese Eigentümlichkeit aufgefallen ist, glaubt darum irrtümlicherweise alle Tiere, die diese Eigenschaft zeigen, als Jugendformen ansehen zu müssen.

Die Gliedmaßen zeigen starke Veränderungen gegenüber dem 1. Entwicklungsstadium. 2 Neuanlagen sind hinzugekommen, so daß jetzt 5 Extremitätenpaare vorhanden sind. Die 1. Antenne (Fig. C at. 1) ist 5gliedrig. Während das 1. Glied borstenlos ist, befindet sich in der Mitte des 2. Gliedes dorsal eine lange Schwimmborste;

das folgende 3. Glied trägt am dorsalen distalen Ende 2 lange Schwimmborsten, die fast bis an die Spitze der am letzten Gliede inserierten 2 langen Borsten reichen; außer den beiden eben genannten sind am 5. Gliede noch 2 Borsten zu erwähnen: auf der Innenseite eine kürzere glatte Borste und auf der dorsalen Außenseite eine Sinnesborste (Fig. D), die CLAUS für die frühen Stadien, G. W. MÜLLER und DADAY überhaupt nicht angeben. CLAUS beschreibt (1892) die fragliche Borste bei den ausgebildeten Tieren als „eine mäßig lange und unbefiederte, wie abgebrochen endigende Borste am Terminalglied der Geißel, die die Bedeutung einer Sinnesborste besitzen dürfte“. V. DADAY spricht alle kurzen glatten Borsten als Sinnesborsten an, die an den 2 letzten Segmenten stehen, während VÁVRA eine „feine Sensitivborste an dem letzten, 7. Glied“ angibt.

Die 2. Antenne (Fig. C *at.* 2) ist 4gliederig. Die Beborstung des 1. und 2. Gliedes ist die gleiche wie beim 1. Stadium, nur der Sinnesstift des 2. Gliedes hat einen längeren Schaft. Das 3. Glied trägt eine größere Hakenborste und eine kleine Borste; das 4. Glied zeigt auf halber Höhe eine kurze und eine längere glatte Borste und trägt am distalen Ende eine Hakenborste, die kürzer und schwächer ist als die des vorletzten Gliedes. Die Oberlippe ist schwach behaart und wird von der Mandibel (Fig. C *md*) völlig bedeckt. Diese hat sich im Vergleich mit dem vorangehenden Stadium vollständig verändert. Will man wie CLAUS und G. W. MÜLLER, und dem möchte ich mich anschließen, die im 2. Stadium schon fast definitiv ausgebildete Mandibel von dem mehr fußartigen Gebilde des 1. Stadiums ableiten, so muß man eine Drehung der Anlage um 180° annehmen, da im 2. Stadium der Taster distal, der Kauteil proximal liegt, während die Lagerung im 1. Stadium umgekehrt ist. Daß diese Ableitung des Tasters von dem 3. Extremitätenpaar des „Nauplius“ richtig ist, wird durch die Tatsache erhärtet, daß kurz vor der Häutung des 1. Stadiums durch den beinartigen Fortsatz der Mandibeltaster hindurchschimmert. Bestätigt wird dies von G. W. MÜLLER; er schreibt: „Wenn wir Thiere untersuchen, welche kurz vor der Häutung stehen, also die neuen Anlagen bereits unter der Haut erkennen lassen, sehen wir, daß zunächst der Anhang mit Hakenborste des 1. Stadiums in der That die Anlage des Mandibulartasters ist und den Mandibulartaster in seiner definitiven Form in seinem Inneren enthält. Mit Rücksicht auf die sonderbare Form der Anlage ist die Beobachtung wohl der Erwähnung werth.“

Der Taster ist 4gliederig und trägt an seiner Basis einen gabelig-

geteilten Anhang, der durch sein beständiges Schlagen das Wasser im Schalenraum erneuert. Das 1. Glied trägt an seinem distalen Ende 2 lange glatte und 1 gefiederte Borste, das 2. und 3. zeigt an derselben Stelle 1 kleine Borste, das 3. Glied auf halber Höhe 1 noch etwas kleinere, während das letzte Glied 3 kurze glatte Borsten trägt. Der Ladenteil, den Fig. E wiedergibt, weist 7 Zähne auf, deren äußerster alle anderen an Größe bedeutend überragt; am Innenrande erhebt sich 1 feine Borste.



Fig. D.



Fig. E.



Fig. F.

Fig. D. Sinnesborste an der 1. Antenne des 2. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*. 1176:1. s Sinnesborste.

Fig. E. Mandibel des 2. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*. 490:1.

Fig. F. Maxille des 2. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*. 1176:1.

Eine Neuanlage ist die Maxille; sie stellt, wie Fig. F zeigt, eine einfache Platte dar, die am distalen Rande nach vorn in einen zahnartigen Fortsatz ausgezogen ist, der Borsten trägt. CLAUS (1868) läßt die Maxille (nach fig. 3 u. 10) umgekehrt inseriert sein, so daß der Zahn nach unten weist. Nach meiner Präparation ist er nach vorn gerichtet. Diese Lagerung erscheint mir auch als die allein mögliche, da stets Mandibel und Maxille einander entgegenarbeiten und eine Zange bilden, die zum Festhalten der Nahrung dient.

Auf die Maxille folgt ein Stummel (Fig. C *fc*) mit einer kleinen Borste und einer gut entwickelten Klaue, die nach vorn eingeschlagen werden kann. Unmittelbar hinter dieser Anlage steht eine fein behaarte Borste. Die eben genannte Anlage ist von CLAUS und G. W. MÜLLER verschieden gedeutet worden. Ich möchte mich der Ansicht von MÜLLER anschließen, da CLAUS für seine komplizierte Annahme, daß es sich um die Anlage des 6. Extremitätenpaares handele, keine Begründung gibt, und seine Entwicklungsreihe durch diese Deutung nur unregelmäßig wird. Die Kontinuität der Reihe wird

dagegen vollständig gewahrt, wenn man wie G. W. MÜLLER den Stummel mit der Hakenborste als Furcalanlage anspricht. Ich verweise auf seine Deutung (1894, p. 178 ff.) und die diesbetreffenden Bemerkungen in den folgenden Abschnitten dieser Arbeit.

Die innere Organisation hat sich gegenüber dem 1. Stadium nicht wesentlich verändert. Die Dottermasse des Darmes ist etwas weiter analwärts gewandert und ist bedeutend verkleinert; meist ist sie auf ein paar große Kugeln beschränkt.

3. Larvenstadium.

Mit der 2. Häutung tritt die Larve in das 3. Entwicklungsstadium ein (Fig. G). Als Neuerwerbung zeigt es nur einen knospenförmigen Stummel (Fig. G *mp*) vor der Furca, der sich nur bei den

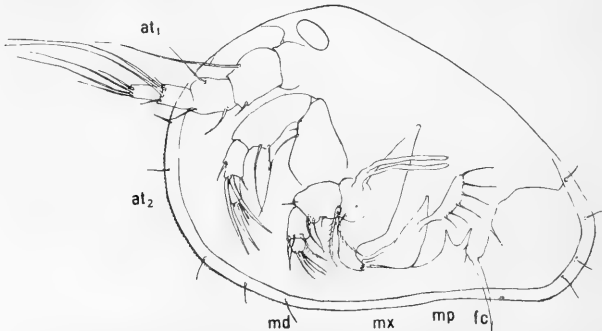


Fig. G. 3. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. C. *mp* Maxillarfuß.

größeren Arten vorzufinden scheint. Dagegen sind die vorhandenen Extremitäten weitgehendst umgestaltet. Das 3. Entwicklungsstadium mißt in seiner Länge bei *C. incongruens* 0,288 mm, während die Höhe 0,192 mm beträgt. [Nach CLAUS beträgt die Länge einer wahrscheinlich zu *Cypris vidua* gehörigen Larve 0,19 mm. Die Länge der Schale von *Cypris fasciata* beträgt nach seiner Angabe 0,34 mm und ihre Höhe 0,16 mm.] Auch hier überwiegt das Längenwachstum die Höhenzunahme. Die Schale hat an Kalkgehalt zugenommen; ihre Randleisten haben sich verdickt, und das Hinterende trägt jederseits 4 Borsten. In diesem Stadium zeigt sich zum ersten Male die Zähnelung des Schalenrandes vorn und hinten. Die braune Pigmentierung hat stark zugenommen. Die Lage des Auges ist die gleiche wie in den beiden ersten Stadien, seine Größe ist unverändert. Auch die innere Organisation hat sich nicht verändert.

Die Zahl der Borsten an den Extremitäten ist stark vermehrt. Das 1. kolbige Glied der 1. Antenne (Fig. G *at. 1*) trägt nie eine Borste, das 2. Glied zeigt an der gleichen Stelle wie das des 2. Larvenstadiums eine lange Schwimmborste, die im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium erheblich verlängert ist; neu hinzugekommen ist eine Borste am ventralen Rande. Das 3. Glied trägt 3 Borsten, 2 kleinere ventrale: je 1 am distalen und am proximalen Ende des Gliedes. Am 4. Gliede inserieren 2 sogenannte Schwimmborsten, welche die des 5. Gliedes überragen, und neben diesen an jeder Seite je eine kleine Borste. Das letzte Glied zeigt die gleiche Beborstung wie im 2. Stadium.

Die 2. Antenne (Fig. G *at. 2*) ist ebenfalls nur durch die Anzahl ihrer Borsten von der des vorhergehenden Stadiums verschieden. Das 1. und 2. Glied ist unverändert. Das 3. trägt auf halber Höhe auf der Dorsalseite eine kleine neuhinzugekommene Borste und weist am distalen Ende 2 große Hakenborsten auf. Das äußerste Glied trägt vom 3. Stadium an bei allen folgenden einen Sinnesstift, der den gleichen Bau zeigt wie die Sinnesborste am letzten Glied der 1. Antenne und der am 2. resp. 3. der 2. Antenne. Dieser Sinnesstift am Endglied der 2. Antenne findet sich in der Literatur bisher nicht erwähnt. Er ist zarter als der des anderen der 2. Antenne und kürzer als der an der 1. Antenne.

Die Mandibel (Fig. G *md*) hat in ihrer Kaulade (Fig. H) den definitiven Bau erreicht und weist 9 Zähne auf, unter denen der äußerste sich nicht mehr durch seine Größe so stark auszeichnet. Der Mandibulartaster trägt längere und zahlreichere Borsten als bisher. Am Basalglied treten 3 Borsten auf: 2 lange stark bewimperte und 1 glatte. An der Ventralseite des folgenden Gliedes findet sich eine kleine Borste auf halber Höhe, 2 am distalen Ende ebenfalls ventral, 1 distal und dorsal. Das 3. Glied trägt ventral 1 behaarte, dorsal 2 glatte Borsten am distalen Ende, während das letzte Glied 4 Borsten aufweist, die sich im Verhältnis zur Größenzunahme der Antenne bedeutend verlängert haben.

Am stärksten verändert hat sich der Bau der Maxille (Fig. G *mx*). Ihr Ladenteil (Fig. J) weist 4 Äste auf. Ob dies jedoch immer der Fall ist, oder ob mitunter nur 3 Teile (Fig. K) entwickelt sind, ließ sich nicht einwandfrei feststellen, da bei einer Reihe von Präparaten der äußerste Ast fehlte. Da jedoch 2 der Äste äußerst zart sind, ist möglicherweise das Fehlen des einen auf eine Ungenauigkeit der Präparation zurückzuführen. Doch zeichnet und beschreibt

CLAUS stets nur einen 3ästigen Ladenteil. Die beiden inneren Äste tragen je 2 glatte Borsten von der Länge derjenigen, die am letzten Glied des Mandibulartasters stehen. Diese 2 Ladenteile sind kräftig entwickelt, dagegen sind, wie schon oben gesagt wurde, die beiden anderen äußerst zart und durchsichtig und je mit einer feinen Borste versehen. Von dem 3. Stadium an trägt die Maxille eine Atemplatte, die nach rückwärts und oben gewandt ist und flach, dem Körper fast parallel, gestellt ist. Sie trägt in diesem Stadium 6 gefiederte Borsten. Eine Unregelmäßigkeit in der Ausbildung der Maxillarplatte beschreibt CLAUS (1868): „Eine wahrscheinlich zu *Cypris vidua* gehörige Larve von 0,19 mm Länge (Fig. F) wich insofern von der beschriebenen Form ab, als die Maxillarplatte (*d*) noch einfach mit befiederter Spitze endigte, jedoch bereits das spätere Kiemenblatt als gekrümmten borstenlosen Anhang (*d*) trug.“



Fig. H.



Fig. J.



Fig. K.

Fig. H. Mandibelzähne des 3. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*.

Fig. J. Maxille des 3. Larvenstadiums von *Cyprinotus incongruens*, 4 Ladenteile. 1176:1.

Fig. K. Maxille des 3. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*, 3 Ladenteile. 1176:1.

G. W. MÜLLER (1894) stellt die Maxillarplatte 6 Borsten tragend dar und zeichnet den Ladenteil 4ästig; doch fehlt im Text jede Angabe. Der Maxillaranhang fällt bei Beobachtung des lebenden Tieres durch seine beständig schlagende Bewegung ins Auge.

Hinter der Maxille befindet sich ein knospenförmiger Höcker, der die Anlage des Maxillarfußes (Fig. G *mp*) darstellt. Während nach CLAUS bei den kleinen Arten *Cypris ovum* und *Cypris vidua* diese Anlage fehlt, findet sie sich nach seiner Angabe bei der großen Art *Cypris fasciata*. G. W. MÜLLER erwähnt das Fehlen des Höckers bei *Macrocypris succinea*, stellt ihn aber, ohne ihn im Text zu erwähnen für *Cypris pubera* (tab. 33, fig. 25) dar. Somit zeigt das 3. Entwicklungsstadium die größten Unterschiede zwischen Individuen

gleichen Alters, eine Tatsache, auf die schon CLAUS aufmerksam gemacht hat.

Die Furca (Fig. G *fc*) ist etwas kräftiger geworden aber in ihrem Bau unverändert geblieben; hinter ihr erhebt sich auch in diesem Stadium die unpaare Borste. Von dem Auge und den inneren Organen gilt das gleiche wie in den vorhergehenden Stadien.

4. Larvenstadium.

Eine 3. Häutung geht dem 4. Stadium voraus. Es ist gegen das 3. sehr wenig verändert (Fig. L), da keine neuen Gliedmaßenanlagen hinzugekommen sind. Die Höhe der Schale beträgt bei *C. incongruens* 0,368 mm, ihre Länge 0,244 mm. Nach CLAUS hat

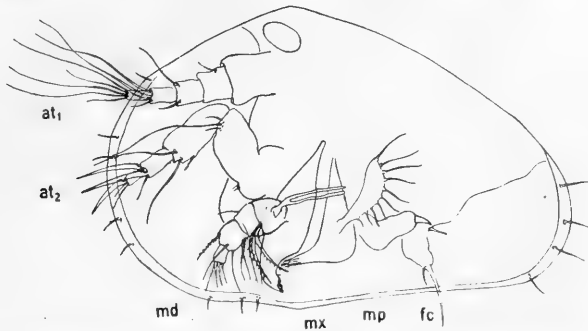


Fig. L. 4. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. G.

das 4. Entwicklungsstadium bei *C. ovum* eine Länge von 0,23 mm bei einer Schalenhöhe von 0,15 mm, bei *C. fasciata* eine Länge von 0,42–0,45 mm bei einer Höhe von ca. 0,2 mm. Die Schale hat sich also erheblich gestreckt, und ihre Beborstung hat zugenommen. Die Zahl der Borsten ist veränderlich, je nach dem ob ein Tier kurz nach der Häutung oder unmittelbar vor einer solchen steht; im ersteren Falle ist die Zahl der Borsten am größten. CLAUS gibt an, daß in diesem Stadium sich eine deutliche Einbuchtung des unteren Schalenrandes bemerkbar mache; doch trat diese schon im 3. Stadium auf. Der Hinterrand der Schale trägt stets 4 besonders kräftige Borsten; am Vorderrande sind in den meisten Fällen 12 Borsten inseriert. Die 1. Antenne ist unverändert geblieben. Die 2. Antenne weist am 2. Glied eine neu hinzugekommene Borste auf. Die Mandibel (Fig. L *md*) hat sich unverändert erhalten. Die Maxille (Fig. L *mx* u. Fig. M) hat die definitive Form ihrer Ladenteile

erreicht; in den folgenden Stadien treten nur noch neue Borsten auf. CLAUS schildert seine Beobachtungen: „Die Maxillen sind in eine neue Phase der Fortbildung eingetreten, indem sie bereits sämtliche vier Kieferfortsätze, den oberen, zuweilen als Taster betrachteten Fortsatz bei *C. ovum* noch als überaus zart umschriebene



Fig. M. Maxille des 4. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*. 1176:1.

Anlage, erhalten haben. Bei *C. fasciata* besitzt indessen dieser tasterartige Fortsatz schon die bleibende Form, indem sich an seiner Spitze ein kleines Endglied absetzt.“ Bei *C. incongruens* zeigt der äußerste Ladenteil ebenfalls 2 Glieder, von denen das basale 2, das terminale 3 glatte Borsten trägt; der benachbarte Ladenteil trägt wie die beiden inneren 3 Borsten, von denen 2 gefiedert sind. Die Kiemenplatte zeigt 10 Strahlen. Vergrößert hat sich die Anlage des Maxillarfußpaares (Fig. L mp). Es ist ein Stummel mit einem zahnartigen Endstück geworden und liegt nach hinten gerichtet der

Furcaansatzstelle auf. Die Furca (Fig. L fc) selbst und die unpaare Borste hinter ihr sind unverändert geblieben, ebenso die innere Organisation. Die Pigmentierung der Schale und ihre Brüchigkeit hat weiter zugenommen. Auch die Menge des eingelagerten Kalkes richtet sich nach dem Alter des betreffenden Stadiums; kurz nach der Häutung ist sie am geringsten.

5. Larvenstadium.

Nach abermaligem Abstreifen der Haut tritt das Tier in das 5. Entwicklungsstadium (Fig. N). Es hat eine Höhe von 0,288 mm und eine Länge von 0,496 mm bei *C. incongruens*. [Nach CLAUS beträgt die „Länge bei *C. ovum* 0,26 bis 0,28 mm bei einer Schalenhöhe von 0,175 bis 0,18 mm, bei *C. fasciata* die viel bedeutendere Größe von 0,55 bis 0,6 mm bei einer Höhe von 0,23 bis 0,26 mm.“] Außer der Größenzunahme zeigt die Schale keine Veränderung; nur die Borstenzahl am Vorderrande ist größer geworden.

Die 1. Antenne (Fig. N at. 1) ist 6gliederig geworden und zwar hat sich, wie CLAUS beschreibt, das Basalglied in einen breiteren am Körper durch Chitinleisten befestigten Teil und in ein schmales ringförmiges Glied gesondert. Diese beiden Glieder sind auch in den späteren Stadien fest miteinander verbunden, so daß sie kaum

sich gegen einander bewegen können (s. CLAUS, 1892, tab. 1, fig. 3). Es wird diese Befestigung bewirkt durch einige Chitinleisten, die von dem Basalglied in den folgenden Ring hineinragen. CLAUS sieht sich durch diese Befunde bewogen, die beiden 1. Glieder als Basis, die folgenden als Antennengeißel zu bezeichnen. Nur bei diesem

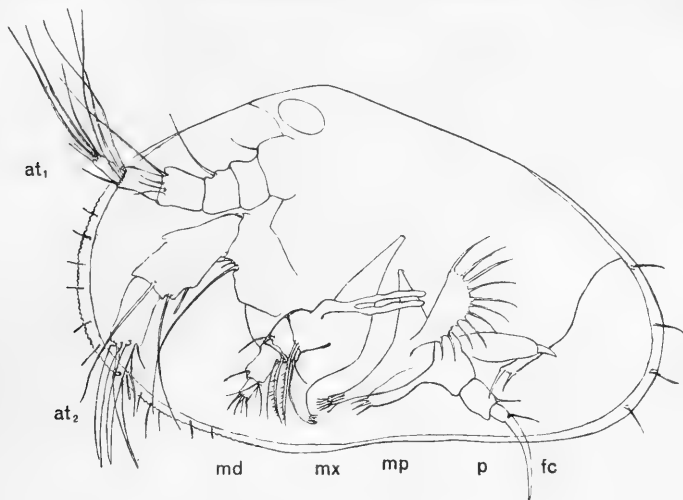


Fig. N. 5. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. at. 1, at. 2 1. und 2. Antenne. md Mandibel. mx Maxille. mp-Maxillarfuß. p Bein. fc Furca.

Stadium gibt CLAUS im Texte nähere Angaben über Gestalt und Anzahl der Borsten, die an den einzelnen Gliedern der 1. und 2. Antenne zu finden sind. Das Endglied der 1. Antenne (Fig. N at. 1) trägt 2 lange und 2 kurze Borsten und die beim 2. Stadium beschriebene Sinnesborste, die CLAUS nicht gesehen hat; das folgende Glied trägt hier 3 lange und 1 kurze Borste, das nächste 1 lange und 3 kurze auf der Innenseite, das 3. Glied weist eine Borste auf wie auch das Basalglied.

Die 2. Antenne (Fig. N at. 2) trägt auf halber Höhe des 2. Gliedes eine lange neue Borste, zeigt sonst aber denselben Bau wie vorher; nur die Hakenborsten sind erheblich verstärkt worden.

Die Mandibel (Fig. N md) zeigt keine Veränderung in ihrem Bau gegenüber dem 4. Stadium.

Ebenso hat die Maxille (Fig. N mx) in ihrem Ladenteil die Gestalt des vorigen Stadiums beibehalten. Die Zahl der Borsten an den Enden der Kieferfortsätze hat sich auf 4 vermehrt, und die „Kiemensplatte“ zeigt 12 gefiederte Borsten.

Der verlängerte Stummel hinter der Maxille, die Anlage des Maxillarfusses hat sich zum Hilfskiefer (Fig. N *mp* u. Fig. O) umgestaltet. Er besitzt einen 3gliederigen (CLAUS beschreibt ihn als 4gliederig, während ihn G. W. MÜLLER 3gliederig abbildet) Taster,

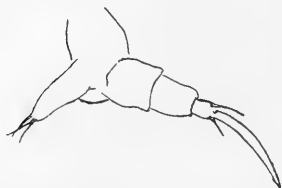


Fig. O. Maxillarfuss des 5. Stadiums von *Cyprinus incongruus*. 1176:1.

der am Ende eine starke Hakenborste aufweist und außer ihr am letzten und vorletzten Gliede je eine kurze Borste trägt. Der oral gerichtete Fortsatz, der die Maxille unterstützt, trägt am Ende 3 kleine Borsten und 1 solche in halber Länge. Wie sein Bau zeigt, hat der Maxillarfuss in diesem Stadium eine zweifache Funktion: die des Hilfskiefers und die des erst im nächsten Stadium voll entwickelt auftretenden Beines.

Während in den oben beschriebenen Stadien die Furca die starke Hakenborste trägt, die denen der 2. Antenne entgegengewirkt, übernimmt im 5. Stadium der Taster des Maxillarfusses diese Klaue, um sie im nächsten Stadium endgültig an das folgende Beinpaar abzugeben. Letztgenanntes Extremitätenpaar findet sich hier bereits als Anlage vor (Fig. N *p*), die der des Maxillarfusses im 4. Stadium gleicht.

Die Furca (Fig. N *fc*) beginnt sich nach ihrer definitiven Gestalt hin umzubilden. Sie zeigt einen schlanken Schaft, an dem 2 Borsten inserieren, an den Stellen, wo das ausgebildete Tier eben solche aufweist. Ihrer Kleinheit halber ist die Furca fast funktionslos. Sie dient nur dazu, Fremdkörper, die sich an dem Maxillarfusspaar vorbei nach hinten geschoben haben, durch starke Schläge aus der Schale zu schleudern.

Groß ist der Unterschied in der Darstellung von CLAUS und der von G. W. MÜLLER, dessen Angabe ich bestätigen möchte. In dem 5. Entwicklungsstadium ist die Furca nach CLAUS bei *C. fasciata* ein Stummel mit einer Borste, ähnlich den ersten Extremitätsanlagen in den einzelnen Stadien, den G. W. MÜLLER und ich als Anlage des 1. Beinpaares deuten. Außer dieser konnten G. W. MÜLLER bei *Euc. pubera* und ich bei *Herpetocypris strigata* und *C. incongruus* die Furca bereits in diesem Stadium als zartes Gebilde nachweisen, das wie oben beschrieben wurde, bereits die definitive Form der Furca verrät, wenn sie auch kürzer ausgebildet ist. Meist ist die Furca von dem Anlagestummel des Beinpaares verdeckt. Leider war mir *Cyp. fasciata* nicht zugänglich. Doch ist meiner Meinung

nach wahrscheinlich, daß CLAUS die Furca übersehen hat, da zwischen den einzelnen Arten weitgehendste Übereinstimmung herrscht.

6. Larvenstadium.

Durch eine 5. Häutung erreicht das Tier sein 6. Entwicklungsstadium (Fig. P), dessen Länge bei *C. incongruens* 0,608 mm, dessen Höhe 0,368 mm beträgt. „Bei *C. ovum* besitzt die Schale eine Länge von 0,34–0,35 mm bei einer größten Höhe von circa 0,215 mm. Bei *C. vidua* ist dieselbe etwas größer; von 0,4 mm Länge und 0,24 mm Höhe, bei *C. fasciata* von 0,76–0,8 mm Länge und 0,3 mm Höhe.“ Das Tier hat abermals im Verhältnis an Länge mehr zugenommen als an Höhe. Die Schale zeigt denselben Bau wie bisher; die Zahl der Borsten hat sich am Hinterrande vermehrt. Es sind 8 Borsten vorhanden.

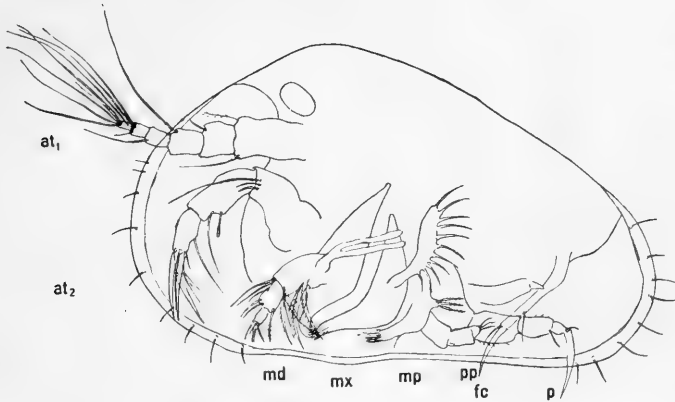


Fig. P. 6. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. N.
pp Putzfuß.

Die 1. Antenne (Fig. P *at. 1*), die ihre Sechsgliederigkeit nicht, wie CLAUS meint, erst in diesem, sondern schon im 5. Stadium erlangt hat, weist am Basalglied eine gefiederte und eine ungefederte Borste auf; das nächste Glied trägt eine Borste. Sonst zeigt die 1. Antenne den gleichen Bau wie bisher. Unverändert ist auch die 2. Antenne geblieben.

Der Mandibeltaster (Fig. P *md*) trägt eine größere Zahl von Borsten als bisher. Sein Basalglied hat 8, davon 4 gefiederte Borsten, das folgende 4, darunter 1 gefiederte; am Endglied inserieren 4 Borsten.

An der Kaulade der Mandibel ist eine kleine gefiederte Borste hervorgewachsen an der Seite, die der Spitze der Zähne abgekehrt ist.

Die Maxille (Fig. P *mx*) hat in ihren Kaufortsätzen auf den beiden äußeren (dem 2gliederigen und dem ihm benachbarten) 5 gefiederte Borsten; die inneren Kaufortsätze tragen je 4 glatte Borsten.

Umgestaltet hat sich der Maxillarfuß. (Eine Abbildung gibt G. W. MÜLLER.) (Fig. P *mp*.) Er hat seinen Charakter als Bein vollständig aufgegeben und ist nur noch Hilfskiefer. Dies dokumentiert sich darin, daß der Taster kürzer, der Kaufortsatz länger geworden ist. Letzterer trägt an seinem Vorderende 7 gefiederte Borsten. Flach liegt er zwischen den Maxillen eingeschoben und wirkt als Teller oder Schüssel, d. h. er sorgt dafür, daß die Nahrungsteile nach dem Munde hingeschoben werden. Der Taster ist noch 3gliederig, doch ist die Gliederung bedeutend schwächer ausgeprägt, während bei *C. vidua* und *C. ovum* die Gliederung nach CLAUS vollständig fehlen soll. Der Taster hat seine Hakenborste verloren, wodurch die Funktion des Maxillarfusses auf die des Kauteiles beschränkt wird. Außerdem zeigt er am Basalglied einen höckerartigen Fortsatz, der 3 gefiederte Borsten trägt.

Die Anlage des Beinpaars, die das 5. Stadium zeigte, hat sich im 6. in ein 4gliederiges Bein ausgestaltet (Fig. P *p*), das dem Taster des Hilfskiefers im vorigen Stadium ähnelt. Es trägt die große Hakenborste, die den Klauen der 2. Antenne entgegenwirkt. Die Gelenke zeigen verschieden starke Bewegungsfähigkeit. Während die übrigen Glieder ziemlich fest aneinandergefügt sind, ist das Gelenk zwischen dem 3. und 4. Gliede sehr beweglich. Die Hakenborste kann eingeschlagen werden, so daß sie rechtwinkelig zu dem Bein steht, wie es die Figur P zeigt. Außer der Hakenborste trägt das äußerste Glied noch am Dorsalrande eine kleine Borste, am distalen Ende des 2. eine ventrale; dieses Glied zeigt hier einen Streifen feiner Behaarung auf der Dorsalseite. Das folgende 3. Glied trägt feine Haare an der Ventralseite.

Hinter dem Beinpaar findet sich die Anlage des Putzfußes als ein Stummel vor (Fig. P *pp*), der nach rückwärts gerichtet ist und — wie im vorhergehenden Stadium die Anlage des 1. Beinpaars — außen der Furca aufliegt. Sie zeigt den gleichen Bau wie die Anlage des Maxillarfusses im 4. und die des 1. Beines im 5. Stadium.

Die Furca (Fig. P *fc*) hat sich stark in die Länge gestreckt und ist schlanker geworden; sie weist 1 Hakenborste und 2 weitere Borsten auf. In diesem Stadium werden die Chitinspangen angelegt,

die bei dem ausgebildeten Tier ein starkes gabeliges Gerüst bilden, das zur Festigung der Furca und zum Ansatz für die Muskulatur des Hinterendes und zum Schutze der inneren Organe dient. Die innere Organisation ist die gleiche geblieben wie bisher. An der Schale haben sich die Muskelansatzstellen vergrößert.

7. Larvenstadium.

Eine abermalige Häutung führt zum 7. Entwicklungsstadium (Fig. Q). Es besitzt bei der von mir besonders untersuchten Art eine Schalenhöhe von 0,5 mm und eine Länge von 0,8 mm. (CLAUS gibt für *C. fasciata* eine Höhe von 0,4 mm und eine Länge von 1 mm an, bei *C. ovum* beträgt die Länge 0,45 mm, die Höhe 0,28 mm.) In diesem Stadium wird die endgültige Zahl der Gliedmaßen erreicht; bis auf kleine Veränderungen haben sie ihre definitive Gestalt erreicht.

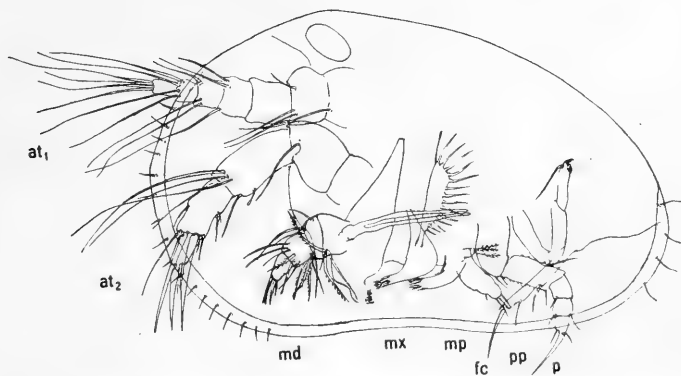


Fig. Q. 7. Larvenstadium von *Cyprinotus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. P.

Die 1. Antenne (Fig. Q *at. 1*) ist 7gliederig geworden, abermals durch eine Teilung des Basalgliedes in 2 Glieder. Das 1. Glied trägt eine Borste, das 2., abgeschnürte Stück deren 3. Das 3. Glied ist borstenlos, das 4. hat eine lange Schwimmborste, eine gefiederte und eine glatte Borste; das 5. weist deren 3 auf; das 6. und 7. sind unverändert geblieben.

Die 2. Antenne (Fig. Q *at. 2*) ist 5gliederig geworden durch Teilung des basalen Ansatzstückes; an ihrem 3. Gliede sind 3 lange Schwimmborsten aufgetreten, die fast die Spitze der Hakenklauen der Endglieder erreichen; außer diesen sind 2 glatte Borsten vorhanden. In der Mitte des folgenden 4. Gliedes inserieren 3 Borsten

und am distalen Rande treten neben den beiden Hakenklauen 3 Borsten auf, das Endglied bleibt unverändert. Auch die Mandibel (Fig. Q *md*) erreicht ihre definitive Gestalt durch Neuauftreten von Borsten, 3 am basalen und 3 am folgenden Gliede. Ebenso ist die Maxille (Fig. Q *mx*) in diesem Stadium in ihrer endgültigen Form ausgestaltet. Die Kaufortsätze zeigen die definitive Anzahl von Borsten. Die beiden äußeren Äste, der 2gliederige und der ihm benachbarte Teil, zeigen gefiederte und gezähnte Borsten; die Abbildung R zeigt die beiden Fortsätze. Am bemerkenswertesten sind die beiden starken gezähnten Borsten (Fig. R *z*). Die Fiederborsten können



Fig. R. Die 2 äußeren Ladenteile der Maxille des 7. Stadiums von *Cyprinotus incongruens*. 1022:1. *z* gezähnte Klaue. *h* Höckerborste.

entweder einen langen Schaft zeigen, von dem die feinen Haare ausgehen; oder der Schaft der Borste ist so stark verkürzt, daß nur ein Höcker (Fig. R *h*) erscheint, auf dem die hier etwas derben Haare schopfartig aufsitzen. Diese Borsten und Höcker dürften wohl der Aufnahme chemischer Reize dienen, da sie sich in dieser Form nur an dem der Nahrungsaufnahme dienenden Gliedmaßenpaar finden. Die Kiemenplatte weist wie bei dem erwachsenen Tiere 15 Borsten auf. Die Entwicklung des Maxillarfusses (Fig. Q *mp*) ist weiter fortgeschritten. Der Taster ist wiederum etwas verkürzt worden, seine

Gliederung ist nur noch sehr schwach an den Rändern angedeutet, die 3 Borsten am Endglied sind stark reduziert. Der oralwärts gerichtete Kieferfortsatz hat seine Borsten vermehrt.

Das Fußpaar (Fig. Q p) ist bereits 5gliederig, und zwar haben sich die terminalen Glieder geteilt, da die scharfe Umknickung des Beines wie bisher zwischen dem 1. und 2. Glied liegt. Das 1. Glied trägt 2 Borsten, das 2. zeigt an der Dorsalseite 5–6 Haarbüschel, an der Ventralseite feine Behaarung und am distalen Ende eine glatte Borste. Das 4. und 5. Glied sind unbeweglich aneinander gefügt und tragen je eine Borste an der Ventralseite, das 5. besitzt die lange kräftige Hakenborste, die eine feine Zähnelung zeigt, und vor und hinter ihr inseriert je eine kleine Borste. Das folgende Extremitätenpaar (Fig. Q pp) ist zum Putzfuß umgestaltet, der 4gliederig ist und in seinem Endglied die definitive Form aufweist. Die Furca (Fig. Q fc) ist im Vergleich zum ausgebildeten Tiere kürzer und plumper, doch weist sie die gleiche Zahl und gleichgestaltete Borsten auf.

Die innere Organisation beginnt sich ebenfalls der endgültigen anzunähern. Die Geschlechtsorgane werden angelegt und die Hepatopankreasschläuche wachsen in das Schalenlumen ein.

8. Larvenstadium.

Eine abermalige Abstreifung der Haut bezeichnet den Eintritt in das 8. Larvenstadium (Fig. S), das bei *C. incongruens* eine Länge

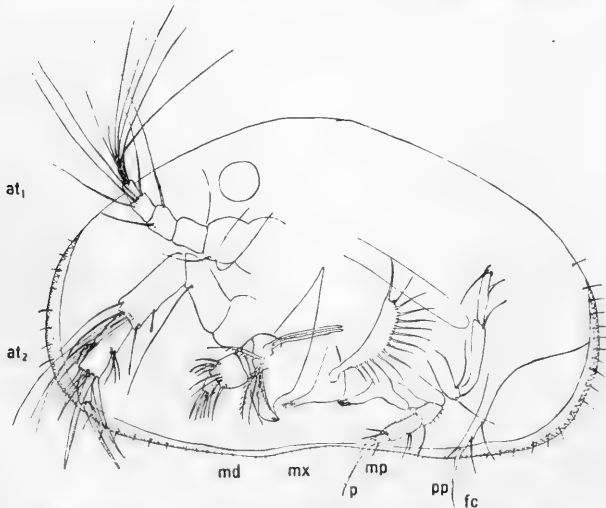


Fig. S. 8. Larvenstadium von *Cyprinus incongruens*. Bezeichnung wie in Fig. P.

Entwicklungs

Entwicklungs- stadien	I	II	III
Maß (in mm): Länge Höhe	0,19 0,14	0,25 0,176	0,288 0,192
1. Antenne	5gliederig	5gliederig	5gliederig
2. Antenne	4gliederig	4gliederig	4gliederig
Mandibel	beinartig 3gliederig	Kaulade mit 4gliederigem Taster	definitiv wie II
Maxille		Platte mit zahn- förmigem Fortsatz	3- oder 4ästig mit Kiemplatte
Maxillaruß			höckerartige Anlage
1. Bein			
Putzfuß			
Furca		als Anlage mit 1 Klaue	als Anlage mit 1 Klaue
Gliedmaßenzahl: ausgebildet angelegt	3	3 1	4 1
Geschlechtsorgane			
Leberschlauch			

stadien.

IV	V	VI	VII	VIII	IX
0,368 0,244	0,496 0,288	0,608 0,368	0,8 0,5	1,008 0,62	1,6 0,914
5gliederig	6gliederig	6gliederig	7gliederig	7gliederig	7gliederig
4gliederig	4gliederig	4gliederig	5gliederig	5gliederig	5gliederig
def.	def.	def.	def.	def.	def.
4ästig, ein Teil 2gliederig	definitiv wie IV	def.	def.	def.	def.
als Anlage	als Bein mit Ladenteil	Ladenteil mit ungeglieder- tem Taster	definitiv wie VI	def.	def.
	als Anlage	4gliederig	5gliederig	5gliederig	5gliederig
		stummel- förmige An- lage	4gliederig mit End- apparat	definitiv wie VII	def.
als Anlage mit 1 Klaue	zart, der definitiven Form ähnlich	von bleibender Gestalt	definitiv wie VI	def.	def.
5	5 1	6 1	7	7	7
			Anlage der Keimdrüse	Ausbildung der Geschlechts- organe	Geschlechts- reife
	Beginn des Einwachsens in die Schale				

von 1,008 mm und eine Höhe von 0,62 mm besitzt. [Nach CLAUS mißt *C. fasciata* eine Höhe von 0,55 mm, eine Länge von 1,45 mm; die Schale von *C. ovum* ist 0,34 mm hoch und 0,54 mm lang.] Jetzt zeigen alle Extremitäten die definitive Form, nur wenige Borsten sind neu aufgetreten; die Gliedmaßen haben sich gestreckt. Ovarien und Darmblindsäcke wachsen bis zur endgültigen Tiefe in das Schalenlumen ein. Nach CLAUS machen sich bei den Arten, die Männchen besitzen, die Geschlechtsunterschiede in der Ausbildung der Gliedmaßen bemerkbar.

Die 8. Häutung führt zur Ausbildung des geschlechtsreifen vollentwickelten Tieres, das nun seine definitive Größe erreicht hat. Es mißt bei *C. incongruens* eine Länge von 1,6 mm, eine Höhe von 0,914 mm.

Die vorstehende Tabelle gibt (in der Art wie es CLAUS getan hat) einen Überblick über die einzelnen Entwicklungsstadien.

b) Histologisches.

1. Mandibeldrüse:

Auf Schnittpräparaten fällt in der Mandibel ein Drüsenkomplex durch seine starke Färbung auf. Es ist verwunderlich, daß diese Mandibeldrüse bisher für Ostracoden unbekannt gewesen und nicht beschrieben ist. G. W. MÜLLER erwähnt in seiner Monographie der Ostracoden (1894) einen Drüsenkomplex, der im Taster der Mandibel liegen soll, auch bis in das Basalglied verlagert sein kann, deren Ausmündung im zweit- oder drittletzten Tasterglied statt hat. Doch ist diese wohl nicht mit der vorerwähnten Drüse zu identifizieren, da ihre Funktion eine wesentlich andere sein muß. Ein der Mandibeldrüse funktionell ähnliches Gebilde ist wohl die von CASPER (1913) in den Mundwerkzeugen von *Dytiscus marginalis* gefundene Drüse; beide zeigen ähnlichen Bau und haben wohl gleiche Funktion: die der Abscheidung vorverdauender Sekrete oder solcher Stoffe, die ein leichteres Hinabgleiten der Nahrungsteilchen bewerkstelligt.

Die Mandibeldrüse der Ostracoden liegt, wie Fig. T zeigt, in dem Kauteil der Mandibel unmittelbar über der Einschnürung und der Chitinleiste, die den Zähne tragenden Abschnitt von dem Hauptteil der Mandibel trennt. Sie stellt eine kompakte Masse dar, die aus einer beträchtlichen Zahl, etwa 30, einzelliger großer Drüsen (Fig. T dz) besteht. Das Plasma der Zellen ist körnig, die Kerne sind reich an Chromatin. Das Drüsenpaket wird von einer Membrana propria

umgeben und von Bindegewebelementen durchsetzt. Jede einzelne sezernierende Zelle besitzt ihren besonderen Ausführgang (Fig. T *af*). Doch verlaufen diese ausleitenden Kanäle zu Bündeln vereinigt, und diese teilen sich erst kurz vor ihrer Ausmündung auf. Die Kanalbündel kommen durch Verschmelzung der Bindegewebelemente zustande, die die einzelnen Gänge umhüllen.

Nach 2 Seiten hin findet eine Speichelabsonderung statt. 3—4 Gänge verlaufen nach der Innenseite der Kaulade oberhalb

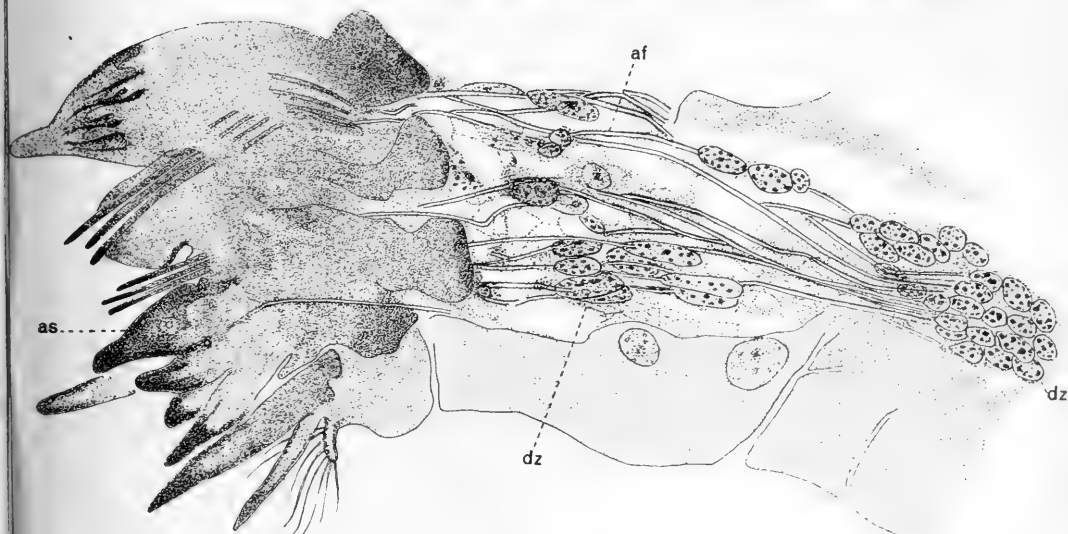


Fig. T. Mandibeldrüse von *Cyprinotus incongruens*. 1022:1. *af* Ausführgang. *as* Ausmündung. *dz* Drüsenzelle.

der Einschnürung (Fig. T) und durchsetzen die Hypodermis und Chitindecke. Die größte Zahl der Kanäle zieht in Bündeln vereinigt zu den Zähnen, um an deren Basis oder in ihnen selbst einzeln in einer kreisrunden Öffnung nach außen zu münden, wie es die Fig. T *as* zeigt. Einige Drüsenzellen liegen vereinzelt zwischen den Ausführgängen der Elemente des Drüsenpaketes.

2. Muskelansatz am Chitin.

Der Muskelansatz am Chitinpanzer der Arthropoden ist in den letzten Dezennien vielfach Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Eingehende Besprechungen der Literatur finden

sich bei WEGE (1910) und TÖRNE (1911) und ein Nachtrag bei CASPER (1913).

Über die Insertion der Muskeln bei Ostracoden findet sich bei G. W. MÜLLER (1894) eine kurze Angabe, die der Meinung von CLAUS entspricht. Der Vollständigkeit halber sei sie hier angeführt: „Die Verbindung zwischen Schließmuskel und Schale kann durch Bindegewebszellen hergestellt werden, welche die Hypodermis an dieser Stelle verdrängen; die Kerne der Zellen liegen in der Peripherie der Ansatzstelle (Taf. 36, Fig. 38 bei *Gigantocypris Agas*). Bei anderen Ostracoden habe ich niemals wieder eine ähnliche Anheftung gesehen. Gewöhnlich finden wir zwischen Schließmuskel und Schale ein faseriges Stück, das sich scharf vom Muskel absetzt; jede Faser zeigt nahe der Schale einen stärker lichtbrechenden Punkt (Taf. 36, Fig. 63). Ich glaube, es handelt sich dabei um eine Differenzierung der Muskelzelle, nicht um besondere Zellen. Dieses Schaltstück ist bald länger, bald kürzer.“ G. W. MÜLLER spricht also von einer direkten Insertion des Muskels.

Meine Befunde führten mich zu einer anderen Auffassung.

Nach meinen Untersuchungen ergab sich, daß der Ansatz sich stets durch Vermittlung einer epithelialen Sehne vollzieht. Und zwar ist die Anheftung an das Chitin eine um so festere, je größere Ansprüche an den betreffenden Muskel gestellt werden.

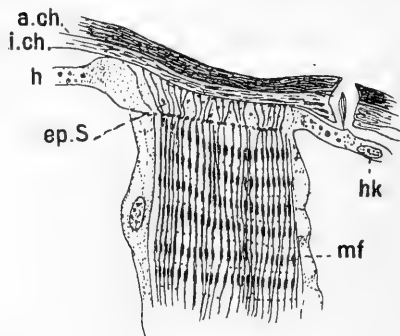


Fig. U.

Ansatz des Schalenmuskels am Chitin
bei *Cypria ophthalmica*. 1470:1.

a. ch, i. ch äußere u. innere Chitinschicht.
h Hypodermis.
hk Kern der Hypodermiszelle.
mf Muskelfibrillen.
ep. S epitheliale Sehne.

Die Anheftung des Schalenmuskels am Chitin zeigen die Figuren U und V. Die Muskelfibrillen setzen sich in der Höhe der Basalmembran an den Hypodermiszellen in Knötchen an. Die Epithelzellen sind hier stark verändert. Ihr Protoplasma ist weniger körnig und die Kerne sind verdrängt. Die Hypodermis bildet also eine epitheliale Sehne (Fig. U u. V ep. S), die sich ihrerseits in einer

feinen Körnchenreihe an der inneren Cuticularschicht anheftet (Fig. U). Bei *Cyprinotus incongruens* (Fig. V) treten in der inneren Cuticularschicht feine Streifen auf in der Verlängerung der Tonofibrillen der epithelialen Sehnen, so daß diese durch die innere Cuticularschicht hindurchzutreten scheinen und sich erst an der äußeren Schalen-schicht anheften, wie dies in ähnlicher Weise auch für andere Objekte beschrieben wurde.

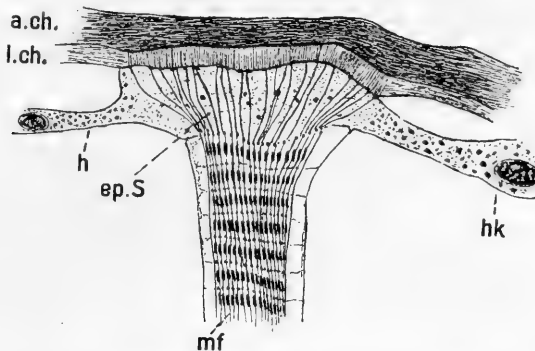


Fig. V. Ansatz des Schalenmuskels am Chitin bei *Cyprinotus incongruens*. 1470:1.
Bezeichnung wie in Fig. U.

Die Höhe der Hypodermiszellen an der Ansatzstelle ist bei den einzelnen Arten verschieden. Während sie bei *Cypria ophthalmica* die gleiche Höhe zeigen wie die normalen Hypodermiszellen, sind sie bei *C. incongruens* etwas in die Länge gestreckt. Innerhalb der Hypodermis ist niemals eine Querstreifung der Fibrillen zu sehen.

Das gleiche Verhalten liegt an den Muskelansatzstellen in den Extremitäten und der dünneren Körperdecke vor. Hier erstreckt sich die epitheliale Sehne stets nur bis zur inneren Chitinschicht.

Der Ansatz am Innenskelet erweckt zunächst den Eindruck einer direkten Anheftung. Doch weist die mangelnde Querstreifung und das Vorhandensein der Knötchenreihe, die wohl der Lage der Basalmembran entspricht, daraufhin, daß auch hier ein indirekter Ansatz vorliegt.

Daß die Muskeln der Ostracoden mittels einer epithelialen Sehne an dem Chitin befestigt sind, scheint mir aus folgenden Befunden hervorzugehen:

Die Muskelansatzstelle färbt sich innerhalb der Hypodermis wie diese, nicht wie der Muskel.

Die Tonofibrillen innerhalb der Epidermis sind nicht quergestreift wie die Muskelfibrillen.

Den vollkommen exakten Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung kann aber nur die Entwicklungsgeschichte geben.

3. Das Medianauge.

Auf Grund meiner Präparate möchte ich die Darstellung NOVIKOFF's von dem Medianauge der Ostracoden bestätigen. Nur die Lagebeziehung zwischen Auge und Darm ist nach meinen Befunden bei *C. ophthalmica*, *C. virens* und *C. incongruens* etwas abweichend von der von NOVIKOFF für *Euc. pubera* gegebenen Darstellung [Fig. A].

Die Kopfhöhle wird, wie NOVIKOFF angibt, durch ein Bindegewebsseptum abgeschlossen. Dieses Septum verläuft zwischen Auge und Darm, doch so, daß es nie an der gleichen Stelle innen vom Darm, außen vom Auge berührt wird. Der nach vorn aufsteigende Darm erreicht nicht die Höhe der Augen, sondern biegt nach hinten um, bevor er die Berührungsstelle von Auge und Septum erreicht hat.

Fig. W stellt einen Flächenschnitt durch den linken Augenbecher von *C. incongruens* dar. Die Befestigung des Medianauges in der Stirnhöhle geschieht durch Bindegewebsstränge, die von den Augenbechern zur Hypodermis und den Muskeln der 1. Antennen ziehen. Außerdem heften sich die von den Linsen ausgehenden Stränge an der Hypodermis und der Muskulatur fest, wie es NOVIKOFF angibt.

Den Verlauf des Augennerven zeigt Fig. W n. Er verläuft in einem Bindegewebestrang vom Auge nach dem Septum hin und wird so befestigt. Er biegt dann nach außen aus und zieht zum Oberschlundganglion.

Der feinere Bau des Auges, der an Hämatin- und Goldchloridpräparaten untersucht wurde, verhält sich bei den von mir untersuchten Arten ebenso wie ihn NOVIKOFF beschrieben hat. Nach seinen Angaben und meinen Präparaten mag eine kurze Beschreibung des Medianauges folgen.

Das Medianauge ist aus 4 Elementen aufgebaut, aus: Pigmentzellen, Tapetum, Sehzellen und Linse. Nur 2 Pigmentzellen sind vorhanden, die zwischen die Augenbecher eingelagert sind. Diese Zellen sind in Fig. W pz nur wenig angeschnitten. Ihre Lage und Gestalt gibt die Fig. D von NOVIKOFF wieder. Den Pigmentzellen liegt nach den Augenbechern zu das Tapetum auf, eine dünne Schicht, die im Querschnitt

faserig erscheint. Der eigentliche Augenbecher wird von den invertierten Retinazellen gebildet, in dem mittleren von 6—8, in den beiden seitlichen von 10—15 Zellen. Die Retinazellen (Fig. W *rz*) sind plattenartig gestaltet und stehen in den seitlichen Augenbechern schief gegeneinander. Ihre Kerne weisen viele kleine Chromatinkörperchen und einen Nucleolus auf. Das Protoplasma der Retinazellen ist vacuolenreich und enthält außerdem stark färbbare Körperchen (Fig. W *b*), die NOVIKOFF Binnenkörper nennt. Er fand, daß diese Körnchen bei

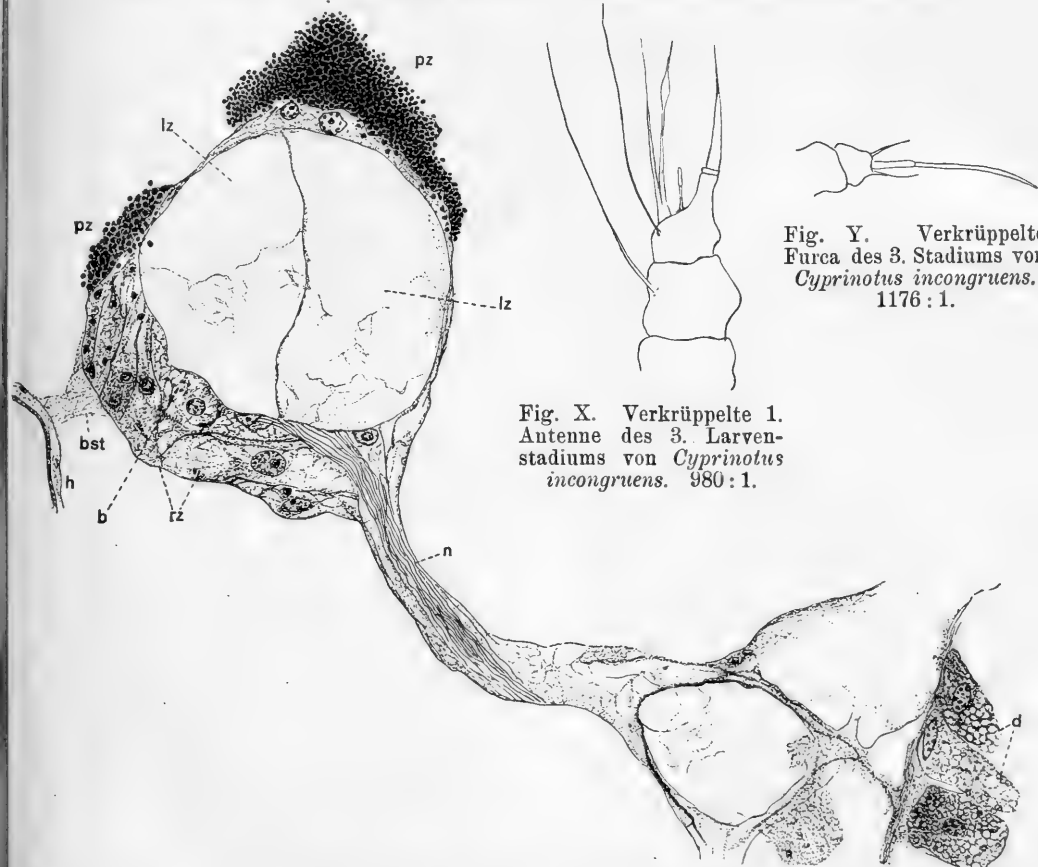


Fig. Y. Verkrüppelte Furca des 3. Stadiums von *Cyprinus incongruens*. 1176 : 1.

Fig. X. Verkrüppelte 1. Antenne des 3. Larvenstadiums von *Cyprinus incongruens*. 980 : 1.

Fig. W. Flächenschnitt durch den linken Augenbecher des Medianauges von *Cyprinus incongruens*. 920 : 1. *pz* Pigmentzelle. *lz* Linsenzelle. *rz* Retinazelle. *n* Augennerv. *bst* Bindegewebsstrang. *h* Hypodermis. *d* Darmzelle. *b* Binnenkörper.

verschiedenen Arten verschieden ausgebildet sind. Bei *Cypris crassa* fehlten sie, bei *Eucypris pubera* enthielten die Tiere von 2 ver-

schiedenen Fundstellen einmal deutlich, das andere Mal undeutlich begrenzte Binnenkörper. Bei *C. incongruens* sind sie nach meinen Befunden deutlich konturiert, bei dieser Art ist das Plasma der Sehzellen sehr vacuolenreich im Vergleich zu den von NOVIKOFF für andere Arten gegebenen Abbildungen. Der untere Teil der Sehzellen wird von den Grenzsäumen kappenartig umhüllt. Am entgegengesetzten Zellenende unmittelbar über dem Kern beginnt der Nerv (Fig. W n). Die Linse wird von 2—3 großen vacuolenreichen Zellen gebildet, die Fig. W lz zeigt.

Vor allem aber möchte ich die Ansicht NOVIKOFF's unterstützen, daß das Medianauge der Ostracoden an einer günstigen Stelle für die Tiere liegt, entgegen der Ansicht von G. W. MÜLLER. Kriechen die Ostracoden am Boden, so tragen sie die Schale halb offen, und in der Rückenansicht ist nur der vordere Augenbecher zu sehen. Das so entstehende Sehfeld genügt auch vollkommen bei dieser Bewegungsart. Schwimmen die Tiere, so muß ihr Sehfeld größer sein; sie tragen darum ihre Schale weiter geöffnet, so daß vom Rücken gesehen auch die seitlichen Augenbecher sichtbar werden.

Eine eingehende Besprechung der Literatur findet sich bei NOVIKOFF.

4. Mißbildung.

Mißbildungen sind bei Ostracoden selten. Nur einmal hatte ich Gelegenheit eine solche zu beobachten. Fig. X zeigt eine verkrüppelte rechte Antenne einer *C. incongruens* im 3. Larvenstadium. Die Mißbildung tut sich kund in einem starken Anschwellen der Glieder; die Abgrenzung dieser gegeneinander ist fast geschwunden, die Oberfläche zeigt unregelmäßige Höcker und Vertiefungen. Die gesamte Antenne ist stark verkürzt, die Borsten sind unregelmäßig dick, zum Teil verwachsen und an Zahl vermindert. Allem Anschein nach ist diese Erkrankung auf Bakterien zurückzuführen. Auch die linke 1. Antenne war etwas infiziert, doch zeigte sie die delatären Merkmale noch nicht so ausgeprägt; ebenso war die Furca (Fig. Y) in Mitleidenschaft gezogen, so daß ihre Oberfläche unregelmäßig und ihre lange Mittelborste wie in 2 Teile gegliedert erschien. Das kranke Tier lag meist auf der linken Seite, konnte noch kriechen und kurze Strecken schwimmen, sank aber stets bald wieder mit dem Vorderende nach unten auf den Boden zurück.

Das Tier war in einem Zuchtglas ausgeschlüpft und starb nach 3 Tagen der Beobachtung.

Literaturverzeichnis.

- BERGOLD, A., 1909, Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues der Süßwasserostracoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat.
- CASPER, A., 1913, Die Körperdecke und die Drüsen von *Dytiscus marginalis*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 57.
- CLAUS, C., 1865, Zur näheren Kenntnis der Jugendformen von *Cypris ovum*, *ibid.*, Vol. 15.
- , 1868, Beiträge zur Kenntnis der Ostracoden. 1. Entwicklungsgeschichte von *Cypris*, in: Schriften Ges. Beförd. ges. Naturwiss. Marburg, Vol. 9.
- , 1893, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Süßwasserostracoden I., in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 10.
- , 1895, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Süßwasserostracoden II., *ibid.*, Vol. 11.
- v. DADAY, E., 1895, Die anatomischen Verhältnisse von *Cypris dispar*, in: Beilage Term. Füz., Vol. 18, Budapest.
- FASSBINDER, C., 1912, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden in: Zool. Jahrb., Vol. 32, Anat.
- GERSTÄCKER, in: BRONN, Klass. Ordn. usw., Vol. 5, Abt. 1. Crustacea, 1866—1879.
- GIESBRECHT, W., 1913, in: A. LANG's Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Arthropoda II. Crustacea.
- JURINE, L., 1820, Histoire des Monocles, qui se trouvent aux environs de Genève, Genève/Paris.
- KORSCHULT, E., 1914, Über das Verhalten verschiedener wirbelloser Tiere gegen niedere Temperaturen, in: Zool. Anz., Vol. 45.
- , Lebensdauer, Altern u. Tod, Jena 1917 (2. Aufl., 1922).
- LAMPERT, K., 1897, Das Leben der Binnengewässer, Heft 5, Leipzig.
- LEDERMÜLLER, 1764, Mikroskopische Gemüths- und Augenergötzungen, Nürnberg.

- MÜLLER, G. W., 1880, Beitrag zur Kenntnis der Fortpflanzung und der Geschlechtsverhältnisse der Ostracoden, in: Ztschr. Naturw., Vol. 53, Halle.
- MÜLLER, G. W., 1893, Über Lebensweise und Entwicklungsgeschichte der Ostracoden, in: SB. Berlin. Akad., Berlin.
- , 1894, Die Ostracoden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 2.
- , 1900, Deutschlands Süßwasserostracoden, in: Zoologica, Heft 30.
- MÜLLER-CALÉ, C., 1913, Über die Entwicklung von Cypris incongruens, in: Zool. Jahrb., Vol. 36, Anat.
- NOVIKOFF, M., 1908, Über den Bau des Medianauges der Ostracoden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 91.
- SARS, O. G., 1889, On some Freshwater Ostracoda and Copepoda raised from dried Australian Mud., in: Vid. Sels. Forhandl. Christiania, No. 8.
- STRAUSS, H. E., 1821, Mémoire sur les Cypris, in: Mém. Mus. H. N., Vol. 7, Paris.
- TÖRNE, O., 1911, Untersuchungen über die Insertion der Muskeln am Chitinskelet der Insekten, in: Naturf. Ges. Univ. Dorpat.
- VÁVRA, W., 1891, Monographie der Ostracoden Böhmens, in: Arch. Nat. Landesdurchforsch. Böhmen, Vol. 8.
- WEGE, W., 1910, Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Abt. f. allg. Zoolog. u. Physiol.
- WEISMANN, A., 1880, Parthenogenese bei den Ostracoden, in: Zool. Anz., Jg. 3.
- WOLTERECK, R., 1898, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracoden-Eies, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 64.
- ZENKER, W., 1854, Monographie der Ostracoden, in: WIEGEMANN's Arch. Naturg., Vol. 20.
- ZSCHOKKE, F., 1900, Die Tierwelt der Hochgebirgsseen, in: Neue Denkschr. allgem. Schweizer Ges. ges. Naturw. Zürich.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in Brasilien 1913—1914 von E. BRESSLAU.

Neue Beiträge zur Anatomie von *Temnocephala*.

Von

H. Merton (Heidelberg).

Mit Tafel 23.

Die meisten Arten der Gattung *Temnocephala* sind bisher noch ungenügend bekannt. Die häufig zu knappen Beschreibungen basieren vielfach nur auf dem Studium von Totalpräparaten, die in den meisten Fällen nicht ausreichen, um z. B. den Bau der Geschlechtsorgane klarzulegen, deren Kenntnis für die genaue Diagnose einer Art immer erforderlich ist. Wenn es das Material also gestattet, sind möglichst in allen drei Dimensionen Schnittserien anzufertigen.

Das Material zu der folgenden Untersuchung stammt größtenteils aus Südbrasilien; außerdem soll hier noch eine *Temnocephala*-Varietät aus dem Malayischen Archipel besprochen werden. Insofern ist also der Obertitel, unter dem diese Untersuchung erscheint, nicht ganz zutreffend. Da jedoch diese östliche Form nur einen kleinen Raum in der Arbeit einnimmt, lohnte es sich nicht, in einer besonderen Veröffentlichung darüber zu berichten. Auf meine Bitte wurden mir noch vor dem Kriege von Prof. Dr. A. BRAUER die in dem Museum für Naturkunde in Berlin befindlichen *Temnocephalen*

zur Untersuchung gesandt.¹⁾ Darunter fand sich eine neue Art, die aus Porto-Alegre (Südbrasilien) stammt. Es war mir sehr willkommen, im Anschluß hieran die von Prof. E. BRESSLAU mitgebrachten aus benachbarter Gegend (Therezopolis) stammenden *Temnocephalen* bearbeiten zu dürfen. Das Material war, im Gegensatz zu dem meist zur Bearbeitung gelangenden, vorzüglich konserviert und somit auch zur histologischen Untersuchung besonders geeignet. Die *Temnocephalen* aus dem Malayischen Archipel hat Dr. FRITZ SARASIN 1895 von Celebes mitgebracht. Dr. JEAN ROUX, Custos am Museum in Basel, hat sie mir freundlichst zur Bearbeitung übersandt. Ich bin sehr dankbar durch Überlassung des verschiedenen Materials Gelegenheit bekommen zu haben, meine Untersuchungen über *Temnocephala* fortzusetzen und die Kenntnisse über diese interessante Gattung zu erweitern.

Temnocephala brasiliensis n. sp.

Wie sich aus ihrer Organisation ergibt, stimmt diese Form mit keiner der bisher bekannten Arten überein, so daß ich mich veranlaßt sehe, sie zu einer neuen Art zu erheben, was weiter unten begründet wird. Die Art scheint an der Fundstelle häufig vorzukommen, wenigstens fanden sich in dem Glas ca. 50 Exemplare verschiedenen Alters; auch ganz junge Exemplare waren darunter, die bisher noch für keine Art beschrieben oder abgebildet worden sind. Außerdem waren noch ziemlich viele Eier vorhanden, die sehr an diejenigen von *T. chilensis* WACKE erinnern; sie sind auch an ihrer Schmalseite mit einem Stiel an der Unterlage befestigt. Die Eier werden in Gruppen abgesetzt, die Stiele sind vielfach durch eine gemeinsame Kittsubstanz auf der Unterlage befestigt. Da die Eier einer Gruppe vermutlich von demselben Individuum stammen,

1) Von den 4 Arten, die ich erhielt, war eine richtig als *T. novae-zelandiae* HASW. bestimmt. Von den 3 anderen Arten war von zweien nur je 1 Exemplar vorhanden, so daß ich sie nur im Totalpräparat untersuchen konnte. Die eine ist ein junges Exemplar, vielleicht von *T. microdactyla* MONTICELLI; das Exemplar der anderen Art, es stammt aus Blumenau, St. Catherina, Brasilien, hat schon MONTICELLI vorgelegt; er beschreibt es in seiner umfassenden Arbeit über *Temnocephala* als neue Art: *T. axenos*. Seine Abbildungen stimmen schlecht mit dem Original überein. Ich habe davon abgesehen eine neue Abbildung dieser Art zu bringen, da nur ein nicht ganz intaktes Exemplar vorlag. Die 4. Art, von der viele Exemplare vorhanden waren, habe ich näher untersucht.

ist anzunehmen, daß es während der Eiablage längere Zeit an derselben Stelle verweilt, denn auf Grund der Organisation des weiblichen Geschlechtsapparates und der relativen Größe der Eier selbst, halte ich es für ausgeschlossen, daß sich mehr als ein Ei auf einmal in dem Ootyp resp. Atrium befindet.

Fundort: Porto Alegre, Brasilien (HENSEL coll.). Leider ist auf der Etikette nicht vermerkt, auf welchen Süßwassertieren die Exemplare gefunden wurden. Es läßt sich das auch nicht auf Grund der Lebensweise anderer in Südamerika gefundener Temnocephalen vermuten, da gerade diese auf ganz verschiedenartigen Wohntieren gefunden worden sind: auf Decapoden, Schildkröten und auf *Ampullaria*.

T. brasiliensis hat gedrungene Gestalt. Die Körperlänge der ausgewachsenen Exemplare ohne Tentakel schwankt zwischen 1600 und 1920 μ und übertrifft kaum die Breite, die 1380—1780 μ betragen kann. Bei Betrachtung von der Seite findet man die Rückenwölbung meistens sehr ausgeprägt und die Ventralfläche häufig etwas konkav. Die Tentakel, in der Fünzfzahl vorhanden, sind in der Regel nahezu gleichlang (Länge 350—450 μ); bei einzelnen etwas größeren Exemplaren (Körperlänge 1900 μ) waren die 3 mittleren Tentakel länger als die beiden äußeren. Ich glaubte zuerst auf Grund dieser Unterschiede — es sind 4—6 Exemplare dieses Typs in der Sammlung — eine besondere Varietät unterscheiden zu sollen, habe aber dann davon abgesehen, da andere als Zwischenformen gelten können und besonders, da die inneren Organisationsverhältnisse ungefähr die gleichen waren. Der gestielte, ventrale Saugnapf ist eher klein, hat einen Durchmesser von 370—400 μ ; sein hinterer Rand wird von dem hinteren Körperende überdeckt (Fig. 1). Die jungen Temnocephalen haben im Verhältnis zu ihrem Körper einen großen Saugnapf (Fig. 2). Über die in Höhe mit den Exkretionsblasen liegende Mundöffnung, ebenso wie über die am Anfang der hinteren Körperhälfte gelegenen Genitalporus, ist nichts Besonderes zu bemerken. Leider war die Konservierung für histologische Untersuchungen meistens unzureichend; die Untersuchung der Schnitte hat aber in Anbetracht der interessanten Organisationsverhältnisse des weiblichen Geschlechtsapparates gelohnt.

Das Epithel von *T. brasiliensis* ist typisch zweischichtig, wie bei *T. chilensis* und besteht aus einer unteren Palisadenschicht und einer oberen körnigen Cuticularschicht, die mit zunehmendem Alter des Individuums schließlich die Palisadenschicht an Stärke übertrifft.

Die Kerne des syncytialen Epithels liegen ausnahmslos in der Palisadenschicht und sind, je nach dem das Epithel niedrig (Dorsalseite des Tieres und Seitenwände des Saugnapfes, Fig. 3a) oder höher ist (Fig. 3b), abgeplattet oder kugelig. In dieser Beziehung finden wir hier die gleichen Verhältnisse wie ich sie für *T. rouxii* beschrieben habe. Auch die Basalmembran wird mit zunehmendem Alter des Tieres dicker und erreicht beinahe den Durchmesser des Epithels (Fig. 3c).

Die Seitendrüsengstreifen (Fig. 1 u. 2 sdr), die hauptsächlich Tentakeldrüsenzellen und Saugnapfdrüsenzellen enthalten, reichen vorn bis zu den Exkretionsblasen, allenfalls mit einigen Zellen darüber hinaus, nach hinten bis fast an den Saugnapf. Am Totalpräparat sieht man ferner, daß die seitlichen Drüsengstreifen durch einen vor dem Saugnapf hinziehenden, querverlaufenden Drüsengstreifen, der aus Saugnapf-, Kitt- und Schalendrüseng besteht, miteinander in Verbindung stehen. Die Tentakeldrüsenzellen, die wir auch, wie ich nachgewiesen habe, als Rhabditendrüseng bezeichnen können, enthalten dünne Rhabditen von 5–6 μ Länge; dieselben sind hier also gerade so lang wie bei *T. rouxii*. Die Seitendrüsengstreifen waren schon bei ganz jungen Individuen von 600 μ Körperlänge, bei denen von den Hoden noch nichts zu sehen war, deutlich erkennbar.

Der Hautmuskelschlauch mit Ring-, Längs- und Diagonalfaserschichten bietet nichts Bemerkenswertes. Die Kerne der das Gehirn umgebenden Parenchymzellen waren schon bei jungen Exemplaren am Totalpräparat leicht zu erkennen (Fig. 2 par). *T. brasiliensis* ist ganz unpigmentiert; die für die Augen charakteristischen doppelten Pigmentbecher fehlen. Auch auf Schnitten waren keine Lichtsinneszellen nachzuweisen. Doch wird der ungünstige Erhaltungszustand Schuld daran sein, wie ich auf Grund meiner Erfahrungen bei der Varietät von *T. brevicornis* annehme. Es sind bisher 3 amerikanische *Temnocephala*-Arten als „augenlos“ beschrieben worden.

Der Pharynx wie überhaupt das ganze Darmsystem ist bei den jungen Individuen relativ größer als bei den Erwachsenen (Fig. 1 u. 2); er besitzt 2 Schließmuskeln, einen kleinen hinter der Pharyngealtasche und einen sehr entwickelten vor dem Darm (*vsph* u. *hsp*). Der Darm hat eine ähnliche Gestalt wie bei *T. novaezelandiae*, ist aber nicht so stark biskuitförmig eingeschnürt wie bei *T. chilensis*; bei fast allen erwachsenen Exemplaren liegt er nicht genau in der Mitte des Tieres, sondern mehr nach der einen oder

anderen Seite verlagert, häufig noch stärker als bei dem Exemplar, welches auf Fig. 1 dargestellt ist. Bei den jungen Temnocephalen ist die Anordnung des Darms eine ganz symmetrische und das Lumen noch einheitlich und nicht durch septenartige Falten abgeteilt. Die Lage der Exkretionsblasen ist bei den einzelnen Individuen durchaus verschieden, bald verläuft ihre Längsachse parallel der Medianebene, bald schräg oder sogar parallel der dorsoventralen Achse. Die Maße der ausgewachsenen Exkretionsblasen sind 190:130 μ .

Der männliche und weibliche Geschlechtsapparat münden in das gemeinsame, ziemlich geräumige Atrium, von dessen vorderem Abschnitt der Ausführungsgang entspringt, der nicht wie bei den anderen Arten senkrecht nach unten, sondern schräg nach vorn und abwärts verläuft (Fig. 6 *vest*). Dadurch kommt der Genitalporus, aus einem kleinen Querschlitze bestehend, weiter nach vorn zu liegen, wie bei den meisten anderen Arten, wo er genau ventral vom Atrium gelegen ist. Dieser Verlauf des Ausführungsgangs ist für die Art charakteristisch. Zum männlichen Geschlechtsapparat gehört ein Paar Hoden, von denen jeder regelmäßig aus einem etwas kleineren Vorder- und einem etwas größeren Hinterhoden besteht, die durch einen geraden Kanal verbunden sind. Infolge der etwas einseitigen Verlagerung des Darms waren die Hoden einer Seite immer etwas zusammengepreßt und auch etwas kleiner (Fig. 1). Die Vorderhoden liegen noch seitlich, die Hinterhoden hinter dem Darm. Die Vasa deferentia entspringen auf der Innenseite und nicht ganz am Hinterende der hinteren Hoden; sie sind verhältnismäßig stark und münden, wie man auf Flächenschnitten findet, horizontal nebeneinander in die Vesicula seminalis, wobei sie sich etwas verzweigen (Fig. 4 *vd*) ohne kurz vorher blasig anzuschwellen, wie ich das bei *T. rouxii*, *semperi* und *novaezelandiae* gefunden habe. Die Vesicula seminalis besitzt muskuläre Wendungen und ist nicht sehr voluminös; sie verzweigt sich in den Ductus seminalis. Hier muß ich einfügen, daß bei *T. brasiliensis* Samenblase und Cirrus in ihren einzelnen Abschnitten nach so verschiedenen Richtungen verlaufen, daß, trotz verschiedenster Schnittrichtung, sich kein übersichtliches Rekonstruktionsbild erzielen ließ. Daher konnte Fig. 4 erst nach genauem Studium der verschiedenen Serien kombiniert werden und es ist wohl möglich, daß dabei kleine Fehler in bezug auf die Längenverhältnisse der einzelnen Teile mitunterlaufen sind.

Sehr überrascht war ich zu finden, daß die Anhangsblase, die bei den indisch-australischen Arten allgemeinen vorhanden ist, bei

T. brasiliensis fehlt. Statt dessen erweitert sich der Ductus seminalis (*ds*) in eine 2. kleinere Blase (Fig. 4, 5a *vsem*) mit muskulösen Wandungen und unregelmäßig ausgebuchtetem Lumen. Für *T. chilensis* hat WACKE 2 Samenblasen beschrieben; ich habe früher mit Unrecht vermutet, dieser Autor habe die Anhangsblase als 2. Samenblase beschrieben. Es zeigt sich aber jetzt, daß bei den bisher genauer untersuchten amerikanischen Formen tatsächlich 2 hintereinander angeordnete blasige Erweiterungen vorhanden sind. Die 2. Samenblase scheint bei *T. rouxii*, *semperi* und *novaezelandiae* aus den Samenaußleitungswegen ausgeschaltet worden zu sein; es liegt wenigstens sehr nahe die Anhangsblase von der 2. Samenblase abzuleiten. An der Wandung der 2. Samenblase inseriert ein Muskelfaserbündel, der *Musculus retractor cirri*.

Ähnliche Verhältnisse wie bei *T. brasiliensis* und *chilensis* kommen bei Trematoden vor. So beschreibt ODHNER für *Leptophallus nigrovenesus* BELLINGH eine außerhalb des Cirrusbeutels gelegene äußere größere Samenblase und „am Hinterende des Beutels eine sehr kleine kugelige Samenblase, welche mit der größeren außerhalb des Beutels gelegenen durch einen feinen, die Beutelmuskulatur durchsetzenden Kanal in Verbindung steht“ (p. 64). Noch sehr viel auffallender ist eine entsprechende Organisation in dem Cestodengenus *Hymenolepis*, wie ich aus Arbeiten von FUHRMANN entnehme; sämtliche Arten dieses Genus besitzen eine große, kugelige oder eiförmige *Vesicula seminalis* außerhalb des Cirrusbeutels und eine 2. langgestreckte *Vesicula* innerhalb desselben. Diese Organisationsverhältnisse bei den erwähnten Trematoden und Cestoden könnten es nahe legen auch die muskuläre Wandung der 2. Samenblase bei *T. brasiliensis* als Cirrusbeutel zu bezeichnen, aber gerade weil die Muskelfasern in der eigentlichen Wand der 2. Samenblase liegen und nicht einen besonderen muskulären Sack bilden, ist das nicht angängig. Wie mir scheint, stimmt der Copulationsapparat gewisser Rhabdocoelen wie von *Astrotrorhynchus bifidus* am ehesten mit dem der amerikanischen *Temnocephala*-Arten überein. Hier ist auch eine äußere (sog. falsche) und innere Samenblase vorhanden. Die Bezeichnungen „äußere“ und „innere“ bedeuten: außerhalb und innerhalb des Copulationsapparates gelegen, da auch hier kein besonderer Cirrusbeutel unterschieden wird.

Die Wandung der 2. Samenblase, wie wir sie bezeichnen wollen, wird von zahlreichen Kanälchen, den Ausführgängen der Prostata-drüsenzellen (Fig. 5a u. b *prd*) durchsetzt, die wie bei *T. novae-*

zelandiae den Ductus ejaculatorius als dickes Polster allseitig umgeben und weiter distal in ihn einmünden. Ich konnte das an meinem Material nicht feststellen; da sie aber in dem distalsten Cirrusabschnitt nicht mehr nachweisbar sind, muß es so sein. Die Prostatadrüsenzellen selbst konnten nicht im Zusammenhang mit ihren Ausführgängen nachgewiesen werden, doch fanden sich jederseits besondere Drüsenpakete zwischen Vorder- und Hinterhoden und hinter den Hinterhoden, die sich abweichend von den verschiedenen anderen Arten von Drüsenzellen, mit MALLORY'scher Färbung blauviolett färbten. Die Prostatadrüsenzellen liegen bei *T. minor* nach HASWELL's Beschreibung und Abbildung genau an den entsprechenden Stellen, so daß meine Annahme richtig sein dürfte. Der distale Teil des Ductus ejaculatorius verläuft in einem Chitinrohr, das an der Cirrusspitze mit einem dichten Kranz von Chitinzähnen endigt. Die Cirrusspitze liegt in einer umstülpbaren kurzen Tasche. Der ganze Copulationsapparat befindet sich wie bei allen *Temnocephala*-Arten auf der linken Körperseite, schräg hinter dem Atrium.

Das Ergebnis der Untersuchung des weiblichen Geschlechtsapparates von *T. brasiliensis* bedeutete für mich eine wertvolle Bestätigung meiner früheren Befunde. Auch bei *T. brasiliensis* liegt am inneren Ende des Ootyps, in das Darmepithel eingesenkt, eine eiförmige große Blase, die Vesicula resorbiens (Fig. 6 vres), maximal 175 μ lang und 130 μ breit. Sie ist durch ihren dunkel erscheinenden Inhalt am aufgehellten Totalpräparat meist deutlich zu erkennen. Die Vesicula wird durch die bindegewebige Hülle des Darmes und noch andere Bindegewebssepten in ihrer Lage fixiert. Die Wandung der Blase war bei den einzelnen Individuen sehr verschieden dick, sie bestand bei den einen aus einer ungefähr gleichmäßig dünnen Schicht, bei anderen war sie auf Kosten des Lumens der Blase stark angeschwollen, wie ich das auch schon bei *T. novaezelandiae* gefunden habe. Der Blaseninhalt bestand aus in Zersetzung begriffenen Plättchen, jedenfalls Dotterschollen und Samenfäden, die zum großen Teil schon körnelig zerfallen waren (Fig. 7), dagegen waren die Samenfäden in der Nähe der Einmündungsstelle des Ootyps als solche noch gut zu erkennen, ein Beweis, daß tatsächlich die überschüssigen Produkte der Geschlechts- und ihrer Anhangsdrüsen in der Vesicula resorbiens aufgelöst werden. Der Ootyp entspringt bei *T. brasiliensis* bald mehr dorsal, bald mehr ventral an der hinteren Wand der Vesicula. Der Germiduct mündet

bei *T. semperi* z. B. in den proximalen Anfangsteil des Ootyps, kurz nachdem derselbe die Vesicula verlassen hat, und gleich dahinter, also etwas weiter distal liegen die 4 Receptacula seminis. Bei *T. brasiliensis* ist die Reihenfolge gerade umgekehrt. Mit dieser umgekehrten Anordnung hängt es wahrscheinlich zusammen, daß bei der amerikanischen Art die Receptacula nicht wie bei den indischen Arten und der von Neuseeland als präformierte kleine Anhangsblase des Ootyps vorhanden sind, da ja in diesem Fall die Eier nicht den samenenthaltenden Abschnitt des Ootyps passieren müssen. Die Receptacula sind hier vielmehr als vorübergehende Aussackungen der Ootypwand zu betrachten, die je nach der vorhandenen Samenmenge verschiedene Dimensionen erreichen (Fig. 7 *rs*). Diese Verhältnisse sind wahrscheinlich hier ursprünglicher wie bei den bisher schon daraufhin untersuchten Arten. Ich konnte bei *T. brasiliensis* bis zu 4 derartiger sekundär entstandener Receptacula auffinden.

Auf Fig. 8 habe ich ein reifes Germarium von *T. brasiliensis* abgebildet, wie es sich auf dem Querschnitt durch das Tier darstellt. Man ersieht daraus, daß die Eizellen ineinander eingekleilt sind, wie das schon früher beschrieben, aber nie abgebildet worden ist; an dem dem Germiduct entgegengesetzten Ende des Germariums liegen die noch unreifen Keimzellen von polygonaler Form. Der ganze Keimstock ist von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. In der Umgebung der Einmündungsstelle des Keimleiters wird die Ootypwand von zahlreichen Sekretsträngen durchsetzt, die zu den hier ausmündenden Körnerdrüsen gehören. Der Anfangsteil des Ootyps verläuft horizontal nach hinten, erweitert sich dann etwas — in diesen erweiterten Abschnitt münden Keim- und Dotterstock — hier biegt der Ootyp ventralwärts um, um sich schließlich zu dem stark gefalteten Atrium zu erweitern. Der distale Teil des Ootyps ist sehr muskulös, vor allem die Ringmuskulatur (Fig. 6 *ms*) ist hier stark entwickelt.

Der Dotterstock fällt durch seine gelblichbräunliche Färbung, die sich von dem helleren Grau des übrigen Körpers abhebt, auf; er ist auch an nicht aufgehellten Individuen zu erkennen. Er besteht nicht wie bei manchen Arten aus einem Netzwerk, sondern aus mehr oder weniger verästelten, aber keine Anastomosen bildenden Schläuchen. Je nach der Art der Verästelung ließ sich das Material in eine Anzahl Gruppen einteilen. Die Hauptäste verlaufen nach hinten und etwas medianwärts, und zwar sind diejenigen dorsal des Darmes bedeutend stärker als die ventralen.

Schließlich muß ich noch 2 Drüsen erwähnen, die symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene direkt hinter dem Darm liegen, und bei Betrachtung der Dorsalseite des Wurms als 2 weißliche Punkte auffallen. Diese beiden Drüsen bestehen aus je einer großen Drüsenzelle von 80—100 μ Durchmesser, die zu den Schalen- oder Saugnapfdrüsen gehören dürften. Auf die verschiedenen anderen Drüsenzellen, deren Erhaltungszustand schlecht war, will ich nicht weiter eingehen.

Es ist hier noch zu erörtern, aus welchen Gründen die hier beschriebene Art als *Species nova* bezeichnet werden muß. *T. brasiliensis* weist eine Reihe von Merkmalen auf, die ihr in dieser Kombination eigentümlich sind: es fehlen die Augen und jegliches Pigment; der Längsdurchmesser des Pharynx in der Medianebene gemessen ist größer als der des Darmes; die Vorderhoden liegen noch seitlich, die Hinterhoden hinter dem Darm. Der Copulationsapparat besitzt 2 Samenblasen; der Dotterstock besteht aus einer stark verästelten Drüse, die keine Anastomosen bilden, und das Vestibulum verläuft schräg nach vorn und ventralwärts.

Die 9 *Temnocephala*-Arten der östlichen Halbkugel besitzen sämtlich Augen; 3 davon sind durch die abweichende Zahl ihrer Tentakel (4 resp. 6) charakterisiert. Die übrigen unterscheiden sich von *T. brasiliensis* durch wesentliche Abweichungen in der äußeren Form und inneren Organisation, wie Größe des Saugnapfes, Lagebeziehungen der Hoden zum Darm, Gestalt von Darm und Pharynx und Bau des Cirrus.

Von den 8 in Amerika bisher gefundenen Arten sind 2, nämlich *chilensis* und *tumbesiana* charakterisiert durch die starke, mittlere Einschnürung des Darmes, desgleichen *mexicana*, deren seitliche Darmabschnitte sich hauptsächlich nach vorn zu beiden Seiten des Pharynx vorwölben. Von *Temnocephala*-Arten ohne Augen sind 3 bekannt: *brevicornis*, *iheringii* und *microdactyla*. *Brevicornis* hat nach MONTICELLI eine ganz besondere Anordnung der Vasa deferentia und einen nahezu terminalen großen Saugnapf, bei *iheringii* ist der Darm gar nicht eingeschnürt und Vorder- und Hinterhoden liegen hinter demselben, der *microdactyla*, die noch sehr unzureichend bekannt ist, sind ganz kurze Tentakel eigentümlich. Wenig genau bekannt ist auch *digitata* mit besonders langen Tentakeln und großem Saugnapf. Eine gewisse Übereinstimmung besitzt *T. brasiliensis* mit *axenos*, sowohl bezüglich der Tentakel und des Saugnapfes, als auch der Gestalt des Darmes. Dagegen ist der Pharynx bei *axenos* sowohl an

sich als auch im Verhältnis zum Darm, sehr viel kleiner; weiter sind bei ihr Augen vorhanden und die Hoden liegen beiderseits hinter dem Darm.

Die kurze Diagnose von *T. brasiliensis* lautet: Körperlänge ohne Tentakel knapp 2 mm, 5 Tentakel ungefähr gleichlang, Saugnapf klein von dem Hinterrand des Tieres ganz überdeckt, Pigment fehlt. Darm etwas eingeschnürt und sein Längsdurchmesser etwas kleiner als der des Pharynx, beide in der Sagittalachse gemessen. Die vorderen Hoden liegen noch seitlich des Darmes. Vorder- und Hinterhoden sind ungefähr gleich groß und durch einen kurzen, geraden Kanal miteinander verbunden.

Ohne Kenntnis des lebenden Tieres ist es unmöglich, definitive Angaben über die Länge der Tentakel zu machen, die bei ihrer außerordentlichen Kontraktilität sich bei der Fixierung stark zusammenziehen können. Daß durch Kontraktion eine wesentliche Verschiebung der Lagebeziehungen von Darm zu Hoden zustande kommt, halte ich für unwahrscheinlich.

Temnocephala brevicornis var. *intermedia*.

Fundort: Therezopolis bei St. Chatherina (Südbrasilien). Herr Prof. E. BRESSLAU fand diese Form auf einer am Fundort sehr häufigen Schildkrötenart, wahrscheinlich *Hydromedusa maximiliani* (genaue Bestimmung liegt noch nicht vor). Über das Vorkommen der *Temnocephala* schreibt mir Prof. BRESSLAU: „Bei den Schildkröten waren stets die meisten Exemplare, die mir gebracht wurden, mit *Temnocephalen* besetzt. Diese fanden sich oft massenhaft an den Schildkröten, hauptsächlich in den Extremitäten-Gruben beiderseits von Hals und Schwanz, bisweilen aber auch am Bauchschild.“

Die genauere Untersuchung dieser *Temnocephalen* ergab, daß sie sich äußerlich von der von MONTICELLI beschriebenen *T. brevicornis* nicht wesentlich unterscheiden. Die Art des Vorkommens ist die gleiche. Als Fundort von *T. brevicornis* wird einmal nur allgemein Brasilien und für neueres Material Südbrasilien angegeben und als Träger *Hydromedusa maximiliani* und *Hydraspis gibba*. Trotz gewisser konstanter Unterschiede habe ich daher davon abgesehen, hier eine neue Art aufzustellen, wodurch die Übersichtlichkeit über die Gattung *Temnocephala* keinesfalls vermehrt wird. Die nahe Verwandtschaft der hier vorliegenden Form zu *T. brevicornis* kommt besser zum Ausdruck, wenn wir sie als eine Varietät dieser Art ansehen.

T. brevicornis var. *intermedia* wird $2\frac{1}{2}$ — $2\frac{3}{4}$ mm lang (einschließlich Tentakel gemessen), die Breite variiert zwischen 1 und 1,8 mm, je nach dem Kontraktionszustand des betreffenden Individuums. Die *Temnocephalen* waren teils in Sublimat-Eisessig, teils in heißem ZENKER'schem Gemisch konserviert; letzteres hatte größtenteils weniger kontrahierend auf die Tiere gewirkt (Fig. 10) als Sublimat (Fig. 9). Die Tentakel waren nach ZENKER'scher Fixierung gestreckter und der Dotterstock kaum sichtbar, so daß ich zunächst 2 verschiedene Formen vor mir zu haben glaubte, bis mich Schnittserien davon überzeugten, daß die Unterschiede nur durch die verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten zustande kamen. Die Tentakel der var. *intermedia* sind etwa gleichlang; der Saugnapf ragt immer etwas über das Hinterende hinaus. Die bisherigen Merkmale stimmen mit *brevicornis* überein. Für die Varietät charakteristisch ist, daß der Teil des hinteren Körperendes, der über den Saugnapf zu liegen kommt, sich in flachem Bogen etwas nach hinten vorwölbt, die regelmäßige eiförmige Körperkontur dadurch etwas unterbrechend (s. Fig. 9 u. 10). Ein weiterer Unterschied der var. *intermedia* — schon am Totalpräparat zu erkennen — ist das Fehlen jeglichen Pigmentes auch an den Augen, die zu fehlen scheinen. Auf Schnitten habe ich sie gefunden; abgesehen von dem Mangel an Pigment stimmen sie genau mit den pigmentierten Augen amerikanischer oder indischer Formen überein. Die den Doppelbecher bildende sonst pigmentierte Zelle hat hier lamellöse Struktur. Charakteristisch für die Varietät ist besonders noch die Organisation des männlichen Geschlechtsapparates (s. S. 13).

Die Oberfläche des Epithels ist meist ganz glatt und nur an manchen Stellen mit kleinen Buckeln und Papillen besetzt. Das syncytiale Epithel enthält große Zellkerne, die stets in der basalen Palisadenschicht liegen (s. Fig. 11); diese wird von einer homogenen dicken Cuticula bedeckt. Vom Parenchym und der Muskulatur ist das Epithel durch eine faserige Basalmembran getrennt. Die Unregelmäßigkeit der einzelnen Säulchen der Palisadenschicht wird verständlich durch Betrachtung eines Flächenschnitts durch diese Region (Fig. 12). Hier sehen wir, daß das Plasma von ganz unregelmäßigen Hohlräumen durchsetzt wird. Die Höhe des Epithels ist in den einzelnen Körperpartien, wie ich das schon bei *T. brasiliensis* festgestellt habe, sehr verschieden. Ebenso wechselt das Stärkeverhältnis von Cuticula, Palisadenschicht und Basalmembran.

Das Epithel ist bei den einzelnen *Temnocephala*-Arten verschieden;

es ist auch verschieden gedeutet worden, wie sich aus einem Vergleich der Arbeiten von HASWELL, WACKE und meiner früheren Untersuchung ergibt. Die Palisadenstruktur ist in allen Epithelien vorhanden, dagegen ist die obere Schicht des Epithels bei den einzelnen Arten verschieden gebaut. WACKE beschreibt eine untere Palisaden- und eine obere ziemlich homogene Protoplasmaschicht, die nochmals von einem feinen Cuticularhäutchen bedeckt wird. HASWELL und ich finden, daß diese „obere Plasmaschicht“ von der Palisadenschicht scharf abgesetzt ist und bezeichnen sie als Cuticula. Bei *T. rouxii* ist die Palisadenschicht überhaupt nur von einer sehr feinen Cuticula bedeckt. Herr Prof. BRESSLAU teilte mir mit, daß er an den lebenden *Temnocephalen* keinerlei Flimmerbewegung wahrgenommen habe. Diesbezügliche Angaben hat bisher nur HASWELL für *T. dendyi* und *minor* gemacht.

Rhabditen von 5μ Länge durchsetzen das Epithel der Tentakel. Die Rhabditen sitzen stets im distalen Teil des Epithels (Fig. 11 *rhabd*) und ragen manchmal etwas über die Oberfläche. Rhabditen werden auch noch von der an die Tentakel angrenzenden vordersten Körperpartie ausgeschieden. Die zu den Tentakeln ziehenden Rhabditenzüge (*drg*) sind schon am Totalpräparat leicht zu erkennen (Fig. 9). Hier sieht man auch im Halbkreis vor dem Pharynx zwischen den beiden Exkretionsblasen eine Anzahl gelbbraungefärbter Drüsenzellen, die den schokoladenbraunen Zellen von *T. chilensis* (WACKE) entsprechen. Ich fand bei *var. intermedia* — übereinstimmend mit *brevicornis* und *chilensis* — daß hier verschiedene, mit Hämatoxylin sich stark färbende einzellige Drüsen dicht neben den Exkretionsporen ausmünden. Über die seitlichen Drüsenstreifen und die um Mundöffnung, Genitalporus und an der Saugnapffläche ausmündenden Drüsen ist nichts besonderes zu bemerken. Leider gelang es auch bei diesem, an sich so gut konservierten Material nicht, trotz Anwendung von Eisenhämatoxylin und anderer sonst hierfür geeigneter Färbungen, Sinnesendigungen im Epithel sicher nachzuweisen. Auf den Nervenreichtum der Tentakel habe ich schon früher bei *T. rouxii* hingewiesen. Die sich verzweigenden, röhrenartigen Nervenfasern sind nur bis unter das Epithel zu verfolgen. Auf Flächenschnitten habe ich außer den Drüsenmündungen in rhabditenfreien Regionen feinste Poren aufgefunden, die ich vorläufig als Sinnesendigungen betrachte.

Der Pharynx ist genau wie bei *T. brevicornis* (s. MONTICELLI's fig. 31). Seitliche Einschnürungen des Darms sind am Total-

präparat höchstens bei jungen Exemplaren teilweise zu erkennen (Fig. 10); bei erwachsenen sind die Konturen des Darmes durch den Dotterstock verdeckt. Auf Flächenschnitten sieht man, daß die seitlichen Darmwände durch 8 dorsoventral verlaufende Muskelsepten abgeteilt werden. Einzelne, wenig vorspringende Muskelsepten liegen in der Hinterwand des Darmes.

Der männliche Geschlechtsapparat besitzt für diese Varietät durchaus charakteristische Merkmale, die aber nur auf Schnitten wahrzunehmen sind. Beiderseits der Medianebene liegen 2 Hoden schräg hinter dem Darm; von diesen sind die weiter nach vorn gelegenen meist etwas kleiner. Während aber nun bei *T. brevicornis* Vorder- und Hinterhoden je ein besonderes Vas efferens besitzen, die erst in einiger Entfernung von den Hoden sich zu einem gemeinsamen Gang vereinigen, ist dies bei *var. intermedia* nicht der Fall. Hier beschreibt der Ausführgang des Vorderhodens eine U-förmige Schleife, um dann doch noch in den Hinterhoden einzumünden. Dessen Vas deferens entspringt nicht weit von der Einmündungsstelle des Ausführgangs des Vorderhodens und scheint gewissermaßen die Fortsetzung desselben zu bilden (s. Fig. 13). Es gehört nicht viel Phantasie dazu, um sich vorzustellen, daß sich der Ausführgang des Vorderhodens ganz von dem Hinterhoden losgelöst und letzterer ein besonderes Vas efferens ausgebildet hat. Damit hätten wir die Organisationsverhältnisse von *T. brevicornis* erreicht. Der geschwungene Verlauf der Samenvorgänge der *var. intermedia* erinnert schon zweifellos hieran, während bei allen übrigen, bisher genauer untersuchten Arten, Vorder- und Hinterhoden einer Seite durch einen geraden Gang miteinander verbunden sind, und auch das Vas deferens des Hinterhodens am hinteren Ende desselben oder nahe dabei entspringt.

Die Vasa deferentia des rechten und linken Hodenpaares sind bis zur Samenblase (*vsem*) zu verfolgen. Sie durchbohren hier die verstärkte Wandung der Blase, gleichzeitig verjüngt sich das Lumen der beiden Kanäle zu feinen Capillaren, die durch einen gemeinsamen inneren Porus in die Samenblase einmünden, wie aus Fig. 15 ersichtlich. Samenblase und Cirrusbeutel liegen wie bei allen Temnocephalen links der Medianebene. Eine Anhangsblase, wie sie MONTICELLI für *brevicornis* beschreibt, fand ich nicht. Bei *T. brevicornis* vereinigen sich übrigens die Vasa efferentia schon kurz vor ihrer Einmündung in die Samenblase zu einem gemeinsamen Kanal. Der distale Teil des Cirrus ist in ein sich konisch verjüngendes Chitin-

rohr gehüllt (*chit*) und ferner der umstülpbare Endabschnitt des Ductus ejaculatorius mit feinen Borsten besetzt (Fig. 14).

Der Genitalporus sitzt unmittelbar vor dem Vorderrand des Saugnapfes. Das Vestibulum, d. h. der Ausführgang des Atriums verläuft schräg nach unten und vorn, wie oben für *T. brasiliensis* beschrieben. In den senkrecht dorsalwärts ziehenden Teil des Ootyps münden die Schalendrüsen; jede Drüsenzelle hat ihren besonderen Ausführgang. An der Stelle, wo der Ootyp nach vorn umbiegt, münden Keimstock und Dotterstock nebeneinander ein. Der sehr kurze, horizontale Abschnitt des weiblichen Genitalkanals besitzt eine dorsale und ventrale Aussackung, die als Receptacula seminis fungieren und endet in der in das Darmepithel eingesenkten Vesicula resorbiens, deren Lumen bei manchen Exemplaren nur durch eine sehr dünne Wandung vom Darmlumen getrennt ist. Bei der geschlechtsreifen *Temnocephala* ist der Darm allseitig in den Dotterstock eingehüllt; letzterer ist als stark verästelte Drüse anzusehen. Ein dorsaler und ein ventraler Dottergang vereinigen sich vor ihrer Einmündung in den Ootyp. Die abgesetzten Eier werden wie bei *T. brevicornis* mittels eines Stiels an der Schmalseite des Eies mit der Unterlage verkittet.

Temnocephala semperi var. *celebensis*.

Fundort: Bach oberhalb Enrekang, Süd-Celebes, ca. 350 m hoch, auf den Schalen von Wasserschnecken. Aug. 1898. Dr. SARASIN leg.

Von den 6 Exemplaren war das größte 3,7 mm, das kleinste 1 mm lang, von der mittleren Tentakelansatzstelle bis zum Hinterende gemessen. Die Tentakel messen wohl reichlich $\frac{1}{3}$ der Körperlänge. Sie waren bei dem Material kontrahiert und umgeschlagen, so daß sich ihre Länge nur schätzungsweise angeben läßt. Die Breite des Wurmes ist um $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{6}$ kleiner als seine Länge. Der hintere Rand des Saugnapfes schneidet ungefähr mit dem Hinterende des Wurmes ab.

An dem aufgehellten Tier erkennt man, daß der Darm sehr geräumig ist und von etwa rechteckiger Form mit abgerundeten Ecken. Noch deutlicher sieht man das auf einem Flächenschnitt, wobei auffällt, daß das Darmlumen wie nicht bei vielen *Temnocephala*-Arten durch Falten abgeteilt wird. Die Muskelsepten sind infolgedessen nur schwach entwickelt und erreichen nicht ganz die Höhe des Darmepithels. Das Darmepithel bildet bei einigen Individuen einen glatten gleichmäßigen Überzug von 50–100 μ Höhe, bei einem

Exemplar hatte es eine Höhe von 300—330 μ . Hier war das Lumen sehr verkleinert. In beiden Fällen war reichlich Nahrung (in Gestalt verschiedener Süßwasserorganismen) im Darm vorhanden. Amöboide Bewegung der Darmzellen ist naheliegend. Bau des Pharynx wie bei *T. semperi*.

Durch den umfangreichen Darm werden die vorderen Hoden — sie liegen seitlich des Darmes — etwas zusammengepreßt, die hinteren liegen schräg hinter dem Darm. Auch die Organisationsverhältnisse des Geschlechtsapparates stimmen, wie Totalpräparate und Schnitte ergeben, in allen wesentlichen Punkten mit denen von *T. semperi* überein. An der Stelle der Vesicula resorbiens ist der Darm etwas eingebault, aber diese ist nicht in dem Maße in das Darmepithel versenkt wie bei *T. semperi*. Doch können diese Verhältnisse mit dem Alter des Tieres sich verändern. So war bei einem jungen Exemplar von *var. celebensis* statt der Blase nur ein kurzer blinder Gang zu finden. Die Schalendrüsen münden nicht mit einem gemeinsamen Ausführgang wie bei *semperi*, sondern einzeln wie z. B. bei *rouxii* in den Ootyp. Was ich von der Organisation nicht erwähnt habe, stimmt mit den Verhältnissen bei *T. semperi* überein. Abweichungen haben sich also hauptsächlich ergeben in der Größe, denn *Temnocephala semperi* ist maximal 2,5 mm lang, gemessen von der Tentakelansatzstelle bis zum Hinterende (Maße des fixierten Materials). Entsprechendes gilt für die Breite. *T. semperi* wirkt infolgedessen viel kleiner als die hier vorliegende Form. Auch die relativen durchschnittlichen Dimensionen des Darmes übertreffen die von *T. semperi*. Das sind immerhin so auffallende Unterschiede, daß wir diese *Temnocephala* von Celebes als Varietät von *T. semperi* auffassen müssen. Bemerkenswert ist auch, daß *T. semperi var. celebensis* auf Schnecken als Epöke lebt, während *semperi* nur auf Krebsen (*Telphusa*- und *Potamon*-Arten) gefunden worden ist.

T. semperi ist bisher auf Hinterindien, Sumatra, Java, Celebes und den Philippinen gefunden worden. Auf Celebes ist neben der Stammform eine Varietät entstanden, und weiter östlich im indo-australischen Archipel, auf den Aruinseln, finden wir die *T. semperi* nächststehende Art *T. rouxii*. Die Unterschiede zwischen diesen beiden Arten sind aus meiner früheren Untersuchung über *Temnocephala* zu entnehmen.

Die in dieser Untersuchung beschriebene neue Art und die beiden neuen Varietäten zeigen, daß die Gattung *Temnocephala* sehr zur

Artbildung neigt. WEBER hat schon darauf hingewiesen, daß *Temnocephala* sehr lokalisiert vorkommt. Daneben ist zu berücksichtigen, daß einzelne Arten und Varietäten zum Teil auf verschiedenen Wohntieren leben und auf sie angewiesen sind.

T. brasiliensis stammt aus Porto-Alegre (Südbrasilien), der genaue Fundort der gleichfalls aus Brasilien stammenden *T. brevicornis* ist nicht bekannt; die hier beschriebene Varietät dieser Art *var. intermedia* wurde bei Therezopolis erbeutet. Die Fundorte dieser Form und von *T. brasiliensis* liegen etwa 330 km auseinander. Die Wohntiere sind vermutlich die gleichen. Die Fundorte der von PLATE in Chile gesammelten und von WACKE näher beschriebenen Arten *T. chilensis* und *tumbesiana* sind etwa 400 km voneinander entfernt. Ähnliches gilt für die von HASWELL beschriebenen australischen Formen. Von 5 wohl unterschiedenen Arten, die in benachbarten Gebieten von Victoria und Neusüdwaies gefunden wurden, leben übrigens 4 auf 2 *Astacopsis*-Arten. Eine Ausnahme bezüglich der beschränkten Verbreitung macht *T. semperi*, worüber oben schon Näheres mitgeteilt wurde. Das Vorkommen einer besonderen Varietät von *T. semperi* auf Celebes neben der eigentlichen Art dürfte wohl darin seinen Grund haben, daß sie auf ganz verschiedenen Wohntieren leben. Zum Schluß sei noch darauf hingewiesen, daß diejenigen *Temnocephala*-Arten, die am stärksten vom Typus der Gattung abweichen und sich schon äußerlich durch abweichende Zahl der Tentakel unterscheiden, in isolierten tiergeographischen Gebieten (Neuseeland, Tasmanien, Madagaskar) vorkommen.

Heidelberg, Juli 1920.

Literaturverzeichnis.

1909. FUHRMANN, O., Die Cestoden der Vögel des weißen Nils, in: Res. Swed. zool. Exped. to Egypt and the white Nile 1901.
 1904—1908. v. GRAFF, L., Turbellaria, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich, Vol. 4, Abt. 1.
 1913. GRAVELY, F. H., Temnocephalidae, Zoological Results of the Abor Exped. 1911—1912, in: Rec. Indian Mus. Calcutta, Vol. 8, Part. 3.

1893. HASWELL, W. A., A monograph of the Temnocephaleae, in: MACLEAY Memorial Volume, p. 93—153.
1913. MERTON, H., Die weiblichen Geschlechtsorgane von Temnocephala, in: Zool. Anz., Vol. 41, p. 413—421.
1913. —, Beiträge zur Anatomie und Histologie von Temnocephala, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, Vol. 35, Heft 1.
1898. MONTICELLI, F. S., Temnocephala brevicornis MONTIC. e sulle Temnocefale in generale, in: Boll. Soc. Nat. Napoli, Vol. 12, p. 72—112.
1910. ODHNER, T., Nordostafrikanische Trematoden. I. Fascioliden, in: Res. Swed. zool. Exped. Egypt and the white Nile 1901.
1872. SEMPER, C., Zoologische Aphorismen. II. Ueber die Gattung Temnocephala BLANCH., in: Z. wiss. Zool., Vol. 22, p. 307—310.
1895. VAYSSIÈRE, Description du Temnocephala mexicana n. sp., in: Ann. Fac. Sc. Marseille, Vol. 5, No. 10, p. 227—235.
1903. WACKE, R., Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen, in: Zool. Jahrb., Suppl. 6, p. 1—116.
1889. WEBER, M., Ueber Temnocephala BLANCH., in: Zool. Ergebn. einer Reise in Ostindien von M. WEBER, Heft 1, p. 1—29.

Erklärung der Abbildungen.

<i>at</i> Atrium	<i>n</i> Epithelzellkern
<i>bm</i> Basalmembran	<i>otp</i> Ootyp
<i>cereb</i> Gehirn	<i>otpdr</i> Ootypdrüsen
<i>chit</i> chitiniger Teil des Cirrus	<i>par</i> Parenchymzellen
<i>ci</i> Cirrus	<i>ph</i> Pharynx
<i>da</i> Darm	<i>prd</i> Prostata-drüse
<i>dej</i> Ductus ejaculatorius	<i>rhabd</i> Rhabditen
<i>ds</i> Ductus seminalis	<i>rs</i> Receptaculum seminis
<i>dr</i> einzellige Drüse	<i>s</i> Saugnapf
<i>drg</i> Drüsenausführgänge	<i>sdr</i> seitliche Drüsenstreifen
<i>ep</i> Epithel	<i>test</i> Hoden
<i>exbl</i> Exkretionsblase	<i>vd</i> Vasa deferentia
<i>gdt</i> Ausführgang des Keimstockes	<i>vit</i> Dotterstock
<i>germ</i> Keimstock	<i>vres</i> Vesicula resorbiens
<i>gp</i> Genitalporus	<i>vsph</i> vorderer Sphinkter des Pharynx
<i>htest</i> hinterer Hoden	<i>vtest</i> vorderer Hoden
<i>kdr</i> Ausführgänge der Körnerdrüsen	<i>vsem</i> Samenblase
<i>ms</i> Muskelfasern	<i>vsem</i> ¹ 2. Samenblase
<i>mrc</i> Rückziehmuskel des Cirrus	

Tafel 23.

Fig. 1—8. *Temnocephala brasiliensis* n. sp.

Fig. 1. Erwachsendes Tier mit Alaunkarmin gefärbt. 30:1.

Fig. 2. Junge *Temnocephala* von 0,6 mm Körperlänge. 80:1.

Fig. 3. Epithel: a und b von der Dorsalseite und Saugnapffläche eines jungen Tieres, c einer erwachsenen *Temnocephala*. Hämatoxylin-Eosin. 1800:1.

Fig. 4. Männlicher Begattungsapparat aus verschiedenen Schnitten kombiniert.

Fig. 5. Flächenschnitte durch den Begattungsapparat, a in Höhe des Ductus seminalis, b etwas tiefer. Hämatoxylin-Eosin. 210:1.

Fig. 6. Weiblicher Geschlechtsapparat sagittal geschnitten, aus mehreren Schnitten kombiniert. 125:1.

Fig. 7. Proximaler Teil des weiblichen Geschlechtsapparates aus mehreren Schnitten kombiniert. 400:1.

Fig. 8. Keimstock und Ootyp. Hämatoxylin-Eosin. 500:1.

Fig. 9—15. *Temnocephala brevicornis* var. *intermedia*.

Fig. 9. Erwachsendes Exemplar. Sublimat-Eisessig. 25:1.

Fig. 10. Jüngerer Exemplar. ZENKER'sche Fl. 30:1.

Fig. 11. Epithel der Tentakelbasis. Sublimat-Eisessig. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin. 1800:1.

Fig. 12. Desgl. Flächenschnitt durch Palisadenschicht. Sublimat-Eisessig, Osmium-Holzessig. 1800:1.

Fig. 13. Männlicher Geschlechtsapparat von der Ventralseite gesehen. Die Hoden der rechten Seite sind fortgelassen. Nach in Kalilauge aufgehelltem Quetschpräparat, aus Schnitten kombiniert. 50:1.

Fig. 14. Cirrusspitze nach Kalilaugepräparat. 200:1.

Fig. 15. Schnitt durch den proximalen Teil der Samenblase und einmündende Vasa deferentia. Sublimat-Eisessig. Hämatoxylin-Eosin. 210:1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über einige drüsig differenzierte Epithelien bei Schnecken.

Von

Dr. Adolf Herfs.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn.)

Mit 6 Abbildungen im Text.

Bei Gelegenheit meines Studiums der Schneckendrüsen untersuchte ich mehrere Hautpartien, die wegen ihrer drüsigen Differenzierung besonders interessant sind. Gerade die drüsig differenzierten Hautstellen vom Mantelrand der Schnecken können uns die Ableitung der subepithelialen Drüsenelemente von epithelialen Zellen gleichsam wie ein Schema klar machen. Ich lasse gleich die Besprechung der verschiedenen Hautstellen folgen.

Stelle aus dem Mantelrand von *Paludina vivipara*
DRAP.

Die Region der Schalenbildung gibt ein übersichtliches Bild von dem allmählichen Übergang der Epithelzelle zum subepithelialen Zellelement. Zugleich zeigt dieses Bild klar, daß der ganze Vorgang aus dem Prinzip der Raumökonomie zu verstehen ist, indem die sekretorisch umgebildeten Zellen, die im Epithelverband nicht mehr hinreichend Platz finden, in die Tiefe sinken, wo sie in den verschiedensten Tiefenlagen den Raum am ausgiebigsten ausnutzen.

Einmal wird dadurch das Auftreten einer größeren Anzahl sekretorisch tätiger Zellen möglich, andererseits wird auch durch die bedeutendere Größe zumal der tiefer gelegenen Zellen eine stärkere Sekretion ermöglicht. So erklärt sich also die Entstehung subepithelialer Drüsenelemente aus der stärkeren sekretorischen Funktion der betreffenden Hautstelle. Für diese Auffassung spricht auch die Tatsache, daß man nur bei jungen Tieren das Einsinken epithelialer



Fig. A. Epithel vom Mantelrand (Schalenbildungsregion von *Paludina vivipara*. 723:1. *dre* in die Tiefe gesunkene Epithelzellen (Schlauchzellen). *me* Mantel-epithel. *mr* Mantelrinne. *k* Kern.

Zellen in das subepitheliale Gewebe beobachtet, in den Fällen also, wo die Schale noch gebildet wird, und infolgedessen eine stärkere Sekretion erfordert wird. Bei ausgewachsenen Tieren mit fertiger Schale liegt an gleicher Stelle nur ein hohes Epithel, dessen Zellen durchaus im geschlossenen Epithelverbande liegen.

Bei einem jungen Tier sieht man, wie die Epithelzellen in der betreffenden Region, die dorsal ungefähr am Rande des Mantelwulstes liegt, unter starkem Längenwachstum in die Tiefe sinken, wo sie im Gewebe eine dichte Masse eigenartig differenzierter Zellen bilden (Fig. A *dre*). In diesen Zellen liegt der Kern wie in den

Drüsenzellen stets an der Basis der Zellen. Da sie sehr tief ins Bindegewebe hinabreichen, bilden die tiefer gelegenen Zellen ungewein lange und dünne Schläuche mit keulenförmig angeschwollenen Endbäuchen. Die größte Tiefe, bis zu der diese drüsenartigen Epithelschläuche einsinken, beträgt nach dem in der Zeichnung abgebildeten Präparate etwa 385 μ . Die Schlauchzellen sind von ganz verschiedener Länge, so daß die Endbäuche mit den Kernen in allen Höhen des Bindegewebes liegen. Die in den oberen Schichten gelegenen Schläuche sind sehr kurz und übertreffen an Länge kaum hohe Cyliinderepithelzellen. In den tiefsten Schichten dagegen gleichen die Schlauchzellen in Größe und Form schon sehr den echten subepithelialen Drüsen. Wir haben hier also die verschiedensten Übergangsstufen von einer noch durchaus epithelartigen Zelle (Fig. A *ce* u. *dre*) bis zum typischen subepithelialen Drüsenschlauch.

In Fig. A sehen wir bei *ce* vor der betreffenden Region ein hohes Epithel mit langen schmalen Zellelementen, wo bereits die Kerne vielfach an der Basis der Zelle liegen. Bei *ee* beginnt allmählich der Einbruch der Epithelzellen in das Bindegewebe, der bei *en* noch stärker wird, um endlich bei *dre* die langen drüsigen Schläuche zu bilden. Bei *eme* geht dann die „Schalenbildungsregion“ ziemlich unvermittelt in das cylindrische Mantelepithel über. Die Zellelemente der Einbruchsregion färben sich (mit Hämatoxylin-DEL-Eosin) rötlich-violett. Bei ganz starker Vergrößerung (Öl-Immersion) erkennt man, daß der Inhalt nicht homogen, sondern vacuolisiert ist und teilweise auch Sekretbrocken zu enthalten scheint. Da manchmal der Inhalt auch einen etwas netzartigen Eindruck macht, habe ich versucht, die Struktur des Zellinhaltes durch eine netzige oder teils brockenartige schematische Darstellung wiederzugeben.

Es bleibt noch die Frage, welcher Teil der Schale von der beschriebenen Region gebildet wird. Die Einbruchsstelle der Epithelschläuche erinnert stark an das weiße „Mantelband“ (*bandelette palléale* ou *glande palléal*, MOYNIER DE VILLEPOIX, 1892) bei den Helices, das auch aus drüsenartigen Epithelschläuchen besteht, die in die Tiefe sinken. Die Mantelbandzellen sollen bei den Helices die äußere Kalkschicht der Schale bilden. Vielleicht hat die betreffende Region bei *Paludina* dieselbe Funktion, obwohl bei den Prosobranchiern hierüber noch völlige Unklarheit herrscht (SIMROTH, 1896—1907).

Das Periostracum soll (vgl. MOYNIER DE VILLEPOIX, 1892 und BIEDERMANN, 1914) bei den Pulmonaten in der vor dem Mantelrand

gelegenen Mantelrinne gebildet werden. Suchen wir die während des Schalenwachstums bei den *Helices* gut entwickelte Mantelrinne etwa bei einer jungen *Paludina* (Fig. A *mr*), so finden wir vor der Einbruchsstelle der Epithelzellen eine nur leichte Einbuchtung *mr* mit sehr hohem Epithel. Ob nun das Periostracum nur hier oder vielleicht noch weiter vor der Stelle gebildet wird, lasse ich zunächst dahingestellt, da es hier natürlich unmöglich ist, auf das schwierige Kapitel der Schalenbildung näher einzugehen.

Die Mantelrandregion interessiert in diesem Zusammenhange hauptsächlich soweit, als sie uns ein klares Bild gibt, wie epitheliale Zellen, indem sie gleichzeitig ins Gewebe einsinken, allmählich zu echten subepithelialen Drüsen werden können.

Meiner Ansicht nach sprechen Bilder wie Fig. A zweifellos sehr für die epitheliale Abkunft subepithelialer Drüsen, wenn auch die Epithelschläuche der Mantelrandregion nicht als eigentliche subepitheliale Drüsen anzusprechen sind.

Die Deckelbildungsregion von *Paludina vivipara* DRAP.

Der Deckel (Operculum) von *Paludina* ist dorsal auf dem Schwanzstück festgewachsen. Um den Deckel zieht sich ringsum eine Falte, die einerseits ventral von dem hier ziemlich niedrigen Körperepithel gebildet wird und nur wenig Becherzellen besitzt, andererseits dorsal direkt unter dem Deckel von einem sehr hohen, eigenartig differenzierten Epithel, das bei der Bildung des Deckels eine Rolle spielt. Dieses Epithel (Fig. B) besteht vorwiegend aus hohen, die ganze Epithelhöhe durchsetzenden, sehr breiten, geradezu sackartigen Zellen. Diese sind mit großen Schollen, die sich schwach mit Eosin färben, gefüllt. Ihr Kern liegt stets basal in der Zelle und ist meist mehr oder minder stark abgeplattet, ähnlich wie bei subepithelialen Drüsen. Zwischen diesen sackartigen Zellen liegen jedesmal 2 Stützzellen. Der eigentliche plasmatische Teil der Zelle mit dem Kern liegt ganz oben, distal im Epithel, und ist klein und somit wenig auffällig. Die Stützzellen bilden meist, wie Fig. B *stz* zeigt, eine dünne obere Schicht im Epithel. Unten an die Stützzelle setzt sich dann — indem die Zelle sich basal allmählich verzüngt und zuspitzt — ein fadenförmiger Fortsatz an, der bis zur Epithelbasis reicht. Da immer je 2 Stützzellen zwischen den „Schollenzellen“ vorkommen, legen sich die fadenförmigen Fortsätze so dicht aneinander, daß sie sich wie ein einziger Faden ausnehmen. Eigenartig sind weiter

auch „keilartige Zellen“ *kz*, die immer zwischen 2 Stützzellen liegen. In der Keilspitze ruht der unten zugespitzte Kern, der etwa auf halber Epithelhöhe (in den meisten Fällen) liegt. Basal vom Kern führt wieder ein fadenförmiger Fortsatz zur Epithelbasis. Der Inhalt dieser keilförmigen Zellen besteht gleichfalls wie bei den sackartigen Schollenzellen aus großen, blaß eosinischen Schollen. Die keilförmigen Zellen sind lediglich als noch nicht ausgewachsene Schollenzellen zu betrachten. Der fädige Fortsatz der Keilzelle gehört auch nicht

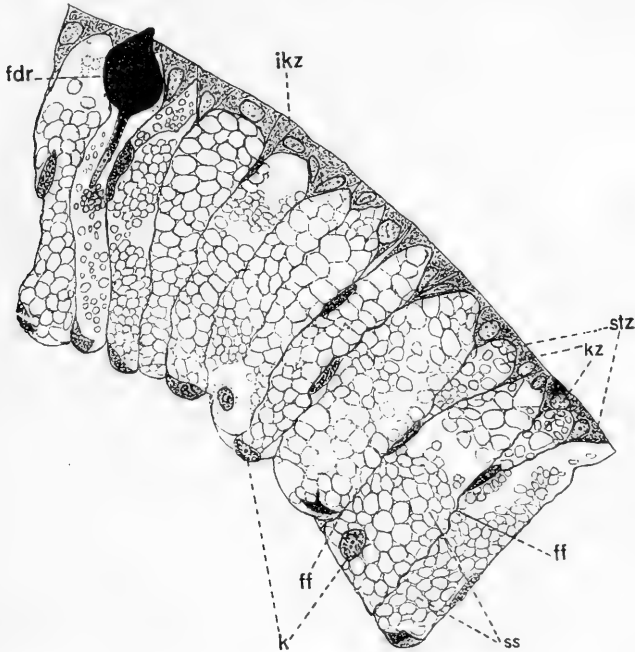


Fig. B. Epithel aus der Deckelbildungsregion von *Paludina*. 723:1. *kz* Keilzelle. *ikz* junge Keilzelle. *stz* Stützzelle. *ss* Sekretschollen. *fdr* epitheliale Flaschendrüse. *ff* fadenförmiger Fortsatz (der Keil- u. Stützzelle).

zur Keilzelle allein, sondern ebenso zu den Stützzellen, deren Fortsätze zunächst getrennt zu jeder Seite der Keilzelle verlaufen, um sich dann unter dem Kern der Keilzelle mit deren Fortsatz zu einem gemeinsamen Faden zusammenzulegen. Ein ganz junges Stadium der Schollenzellen ist in Fig. B bei *ikz* dargestellt. Hier liegt zwischen den Stützzellen eine schmale, basal wieder zugespitzte Zelle

mit keilartigem Kern. Der Inhalt dieser Zelle unterscheidet sich von dem der Stützzellen durch einen etwas roteren Ton in der Färbung. Basal vom Kern geht wieder ein fadenförmiger Fortsatz zur Epithelbasis. Wir haben hier ein Stadium, wo ein stützzellenartiges Epithelelement sich zugespitzt und keilartig zwischen den Nachbarzellen in die Tiefe wächst. Außerdem liegen in diesem Epithelbezirk auch vereinzelte Kolben- oder Flaschendrüsen mit basalen Fadenfortsätzen. Bei der abgebildeten Kolbenzelle (Fig. B für) ist der Fortsatz auf dem Schnitt nicht mitgetroffen.

Die höchste Höhe, die das Deckelbildungsepithel erreicht, hat den stattlichen Betrag von 200 μ . Diese Stelle liegt im Inneren der Falte. Zum Deckel hin flacht sich das Epithel aber immer mehr ab, um endlich mit einer auch bei gewöhnlichen Epithelien vorkommenden Höhe von 30 μ an den Deckel zu stoßen. Das Epithel biegt dann dorsal um und geht direkt unter dem Deckel her zunächst in ein hohes, aus sehr schlanken Zellen bestehendes Epithel (von 60—70 μ) über. Oberhalb der Kerne sieht man bei sehr starker Vergrößerung gelbe eigenfarbige Körnchen, die meist in Vacuolen liegen. Diese Tatsache deutet darauf hin, daß auch diese Zellen an dem Aufbau des Deckels mitbeteiligt sind. Welche besondere Rolle aber die verschiedenen besprochenen Epithelbezirke bei der Bildung des Deckels spielen, kann ich hier nicht entscheiden. Die Beantwortung dieser Frage muß die Aufgabe einer Spezialuntersuchung bleiben. Nach der Mitte des Deckels zu flacht sich das Epithel, das unter dem Deckel liegt, immer stärker ab, so daß es unter der Mitte des Operculums nur noch ein ganz dünnes, kaum wahrnehmbares Häutchen aus ganz flachen Zellen bildet.

Der Mantelrand von *Cyclostoma elegans* DRAP.

Die Mantelrandregion bei *Cyclostoma* zeigt ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Paludina*. Vor der Mantelbandregion liegt eine kleine Gruppe von basophilen, subepithelialen Drüsen. Diese Sekretzellen sind neben den Drüsenzellen der Fußschmierdrüse überhaupt die einzigen, einwandfrei festgestellten subepithelialen von *Cyclostoma*.

Die Deckelbildungsregion von *Cyclostoma elegans* DRAP.

Das Epithel unter dem Deckel ist ziemlich niedrig. Über dem Epithel zieht zunächst wieder eine Cuticula, die von diesen Zellen

gebildet wird. Über der Cuticula liegt eine mit Eosin sich rot-färbende dicke Conchiolinschicht von schichtigem Bau. Über dieser roten Schicht liegt noch eine dünnere mit gelber Eigenfarbe; beide Schichten sind aber nicht voneinander getrennt. Es hat vielmehr den Anschein, als ob die jüngere rote Schicht allmählich sich in die gelbe-eigenfarbige Schicht umwandle. Unter dem Deckel bildet das Epithel ringsum eine tiefe Einbuchtung. Das dorsale, selbst wieder faltige Einbuchtungsepithel bildet die Conchiolinschicht; denn über diesen Zellen liegt bis in die tiefsten Falten der Einbuchtung die gelbe und rote Schichtung. In diesem Epithel kommen übrigens keine Becherzellen vor. Das ventrale Einbuchtungsepithel besteht aus hohen Zylinderzellen mit länglichen Kernen, über welchen der Zellinhalt wieder gekörnt erscheint. Vielleicht spielt auch dieser Teil des Faltenepithels eine Rolle bei der Bildung des Deckels. Diese Stelle liegt zu äußerst des ventralen Faltenepithels. Im inneren Teile der ventralen Falte liegen zahlreiche Becherzellen, die in der äußeren Partie selten zu sein scheinen.

Die Schmierdrüse des Fußes von *Cyclostoma elegans* DRAP.

Die Fußschmierdrüse ist zwar schon bekannt und von CLAPARÈDE (1858), SIMROTH (1881), HOUSSAY (1884) und GARNAULT (1887) beschrieben worden. SIMROTH beschreibt sie als „diffuse Sohlendrüse“, die „den zerstreuten Sohlendrüsen der übrigen Schnecken gleichzusetzen ist“. Da mir aber keine Abbildung dieses interessanten Organs bekannt ist, gebe ich in Fig. C einen Querschnitt durch die Fußsohle mit der Schmierdrüse wieder. Ich bemerke dazu kurz folgendes. Die „diffuse Sohlendrüse“ SIMROTH's liegt in dem oberen Sohlenspalt, der die Fußsohle von *Cyclostoma* in 2 Teile oder „Schreitsohle“ längs teilt. Das Epithel des Sohlenspaltes ist ziemlich flach und enthält keine Becherzellen. In den oberen Teil des Sohlenspaltes springen von beiden Seiten Gewebepolster vor, die unten zipfelförmig zulaufen. Das obere Polsterepithel enthält wieder Becherzellen. In diesen Gewebepolstern liegt nun beiderseits eine Gruppe tief dunkelblau-schwarz gefärbter subepithelialer Schleimdrüsen. Diese Drüsen nehmen so intensiv und gierig die Farbe (Hämatoxylin DELAF.) auf, daß nur bei ganz kurzer, leichter Färbung die netzige Zellstruktur mit dem Kern einigermaßen sichtbar wird. Sonst sind die Drüsen (Fig. C *schdr*) typisch einheitlich schwarz gefärbt. Die „Fußschmierdrüse“ kommt hauptsächlich nur in der vorderen Fußhälfte

des Tieres vor. Im hinteren Teil, dem Schwanze, nimmt die Drüsenmasse allmählich ab um endlich gänzlich zu schwinden. Die durch den Sohlenspalt getrennten Fußhälften werden durch ein niedriges

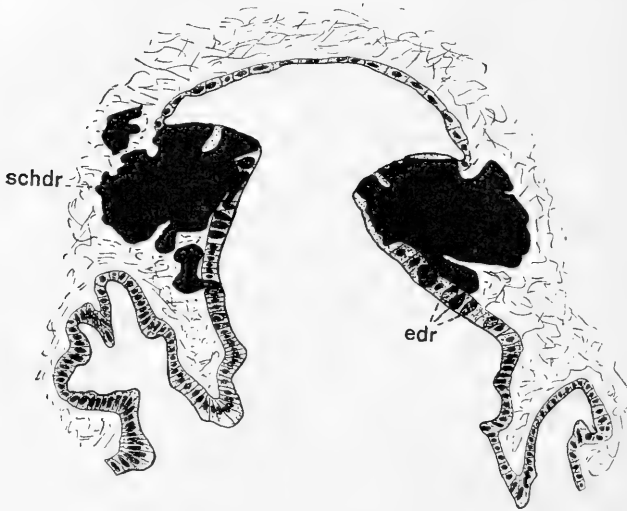


Fig. C. Schmierdrüse. *schdr* diffuse Sohlendrüse von *Cyclostoma elegans*. 224:1. *edr* epitheliale Drüsen.

drüsenloses Epithel oben im Sohlenspalt verbunden. Die „diffuse Sohlendrüse“ dient wohl dazu, beim Schreiten die beiden Fußhälften im Spalt einzuschmieren und die Reibung zwischen den Schreitsohlen herabzusetzen. Darum schlage ich für diese Drüsen-
gruppe die Bezeichnung „Fußschmierdrüse“ vor.

Der Mantelsaum von *Amphipeplea glutinosa* MÜLL.

Der Mantelsaum ist bei *Amphipeplea* weit über die Schale umgeschlagen und kann, da er äußerst dehnbar ist, fast über das ganze Gehäuse hinübergleiten. Er ist so stark und eigenartig ausgebildet wie bei keiner anderen Form (Fig. E). Der Mantelsaum ist ziemlich reich an beiden Drüsentypen, die wir auch im Fuße selbst finden; doch nur die äußere Seite (*äms*) ist so drüsenreich, die der Schale zugewandte Seite hat dagegen fast keine Drüsen (Übersichtsfig. E *ims*). Das Epithel der Mantelaußenseite (*äms*) ist etwa kubisch, auf der Innenseite (*ims*), die über die Schale gleitet,

findet man ein ganz unregelmäßiges Epithel (Fig. F). Bald sind die Zellen ganz flach, bald hoch zylindrisch. Zunächst glaubte ich es mit einer anormalen Bildung, oder einem Kunstprodukt zu tun zu haben. Die stetig wiederkehrende Gleichmäßigkeit des Bildes belehrte mich eines Besseren. Dieses fältige unregelmäßige Epithel erstreckt sich auf der ganzen Innenseite des Mantelsaumes und geht wie Fig. D *ueu* Übersichtsfig. E zeigt, in die Schalenbildungsregion über. Hier besteht zunächst das Epithel aus hohen Zellen, die gleichsam ein vorspringendes Polster bilden (Fig. D). Die Kerne

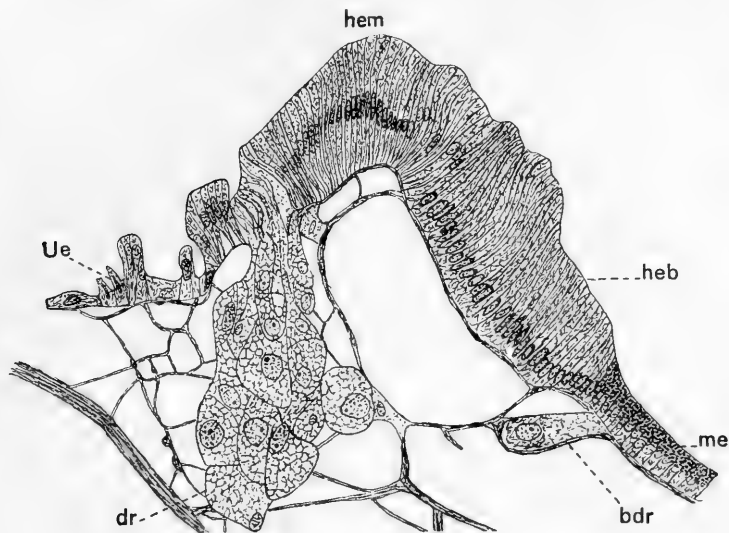


Fig. D. Region der Schalenbildung bei *Amphipeplea glutinosa*. 456:1. *dr* sub-epitheliales Drüsenpaket. *ue* unregelmäßiges Epithel. *hem* hohes Epithel mit mittelständigen Kernen. *heb* hohes Epithel mit basalen Kernen. *me* Mantelepithel. *bdr* basophile, subepitheliale Drüse.

liegen zunächst auf halber Epithelhöhe (Fig. D *kem*), rücken aber in dem noch höheren Epithel bei *heb* Fig. D. mehr basalwärts. Der über dem Kern gelegene Teil zeigt gekörnten Inhalt. Die Region des hohen Epithelpolsters entspricht wohl der „Mantelbandregion“. Hinter dieser Stelle nimmt das Epithel allmählich wieder an Höhe ab und geht in das eigentliche Mantelepithel über, das zuerst noch aus niedrigen zylindrischen Zellen besteht, die an den schwarzgefleckten Stellen des Mantels in den oberen Hälften der Zellen dichtes Pigment (Fig. D *me*) enthalten. Weiterhin flachen sich die

Mantelepithelzellen zu einem völlig niedrigen Epithel ab. Vor dem Mantelbandpolster mündet eine kleine Drüsengruppe hellblauer, netzartig strukturierter subepithelialer Zellen geschlossen aus (Fig. D *dr* u. Übersichtsfig. E *dr*). Vgl. Mantelrand von *Cyclostoma*.

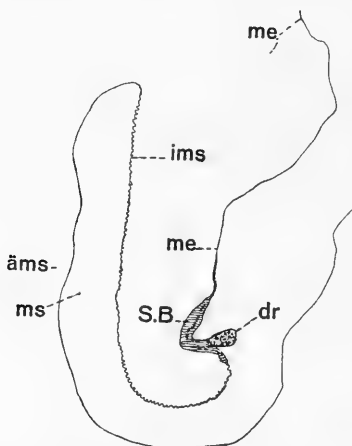


Fig. E. (Übersichtsbild) Längsschnitt durch die vordere Mantelsaumregion von *Amphipeplea glutinosa*. *ms* Mantelsaum. *äms* äußere Mantelsaumpartie (drüsenreiche Region). *ims* innere der Schale aufliegende Mantelsaumpartie (drüsenarme Region). *S.B.* Schalenbildungsregion (Mantelband). *dr* Drüsengruppe. *me* Mantelepithel.



Fig. F. Unregelmäßiges, inneres Mantelsaumepithel von *Amphipeplea glutinosa*. *k* Zellkern

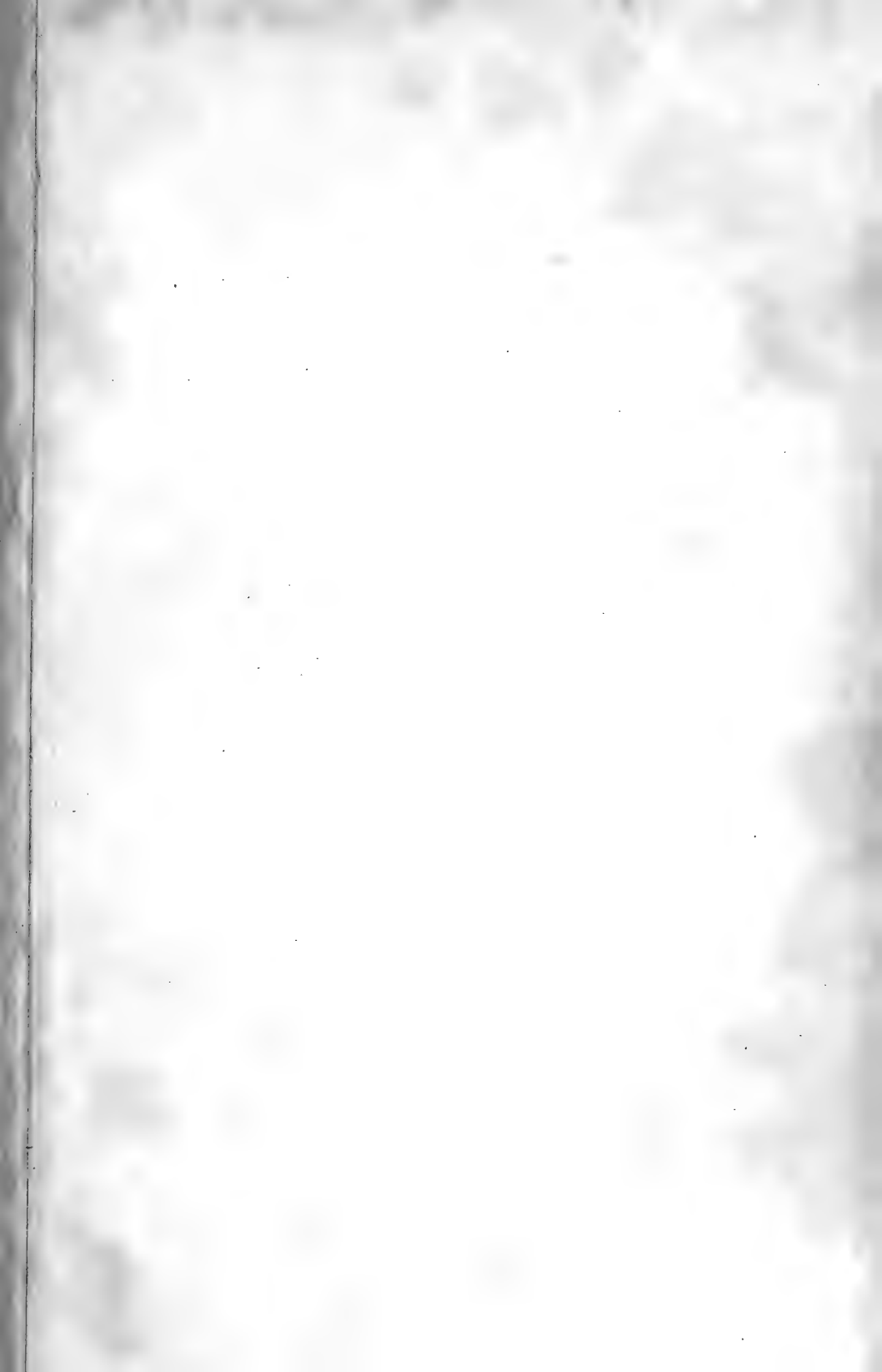
Die Schwanzdrüse von *Arion empiricorum* FÉR.

Darunter versteht man die fast dreieckige Vertiefung des Fußrückenrandes bzw. der Sohlenleiste am Ende des Schwanzes, wo die Sohlenleiste, die übrigens stark mit Flimmern besetzt ist, besonders breit ist. Ein Längsschnitt gibt über den Bau dieser „Drüse“ gut Aufschluß. Man sieht dann, daß die Schwanzdrüse wie auch die Sohlenleiste mit den typischen granulierten Sohlendrüsen besetzt sind. Dazwischen kommen ferner noch acidophile Drüsen vor, die

aber in der Schwanzdrüse nicht sehr zahlreich sind. Das ganze Schwanzdrüsenepithel ist wie die Sohlenleiste mit starken 11—14 μ langen Flimmern versehen. Die Schwanzdrüsenregion mit ihren Sohlendrüsen setzt sich auf den Längsschnitten stark vom Schwanzrücken ab. Die Hauptdrüsenelemente der Schwanzdrüse sind also Schleimzellen. Kalkschleimdrüsen kommen hier nicht vor. — SIMROTH bringt in dem Pulmonatenband von BRONN's Klassen und Ordnungen... (1909), p. 141 eine schematische Abbildung eines Längsschnittes durch die Schwanzdrüse nach ANDRÉ. Er bezeichnet nun die Kalkschleimdrüsen des Rückens als „Schleimdrüsen des Rückens“, die Sohlendrüsen und die in gleicher Ausführung gezeichneten Drüsenzellen der Schwanzdrüsen als „Kalkdrüsen“. Nach dem Text p. 141 (SIMROTH, 1909) scheint aber hervorzugehen, daß SIMROTH die Sohlendrüsen richtig als Schleimdrüsen gelten läßt. Es beruht also die Bezeichnung „Kalkdrüsen“ unter der Figur p. 141 wahrscheinlich auf einem Druckfehler.

Literaturverzeichnis.

- ANDRÉ, ÉMILE, 1898, La fossette triangulaire caudale des Arions, in: Rev. suisse Zool. 5.
- BIEDERMANN, W., 1914, Physiologie der Stütz- und Skeletsubstanzen. VI. Die Schalen und Gehäuse der Mollusken, in: WINTERSTEIN, Handb. Physiol., Vol. 3, 1. Hälfte, Energiewechsel, Formwechsel, 1. Teil, p. 760—766.
- CLAPARÈDE, ED., 1858, Beitrag zur Anatomie des *Cyclostoma elegans*, in: Arch. Anat. Physiol.
- GARNAULT, P., 1887, Recherches anatomiques et histologiques sur le *Cyclostoma elegans*, Bordeaux.
- MEISENHEIMER, J., 1912, Die Weinbergschnecke, Leipzig.
- MOYNIER DE VILLEPOIX, R., 1892, Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques, in: Journ. Anat. Physiol. (POUCHET), Vol. 28, p. 593—609.
- SIMROTH, H., 1881, Über die Bewegung und das Bewegungsorgan des *Cyclostoma elegans*, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 36, p. 14, tab. 31, fig. 37, 40f.
- , 1896—1907, Gastropoda Prosobranchia, in: BRONN, Klass. Ordn. Tier-Reichs, Leipzig, p. 249—276, 297, 230—231.
- , 1909, Gastropoda Pulmonata, *ibid.*, p. 133—163, 179—205.
-



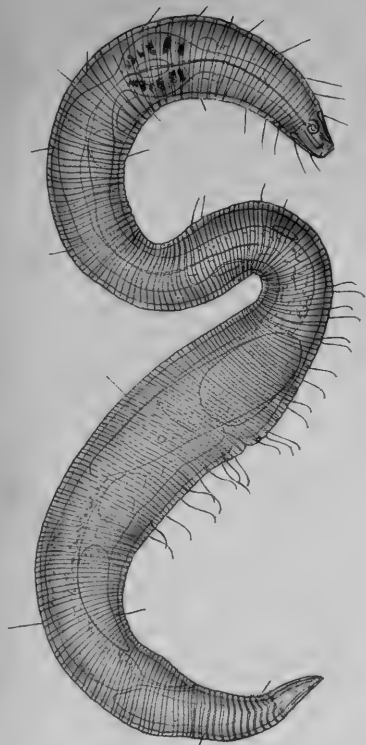


Fig. 5



Fig. 3



Fig. 2



Fig. 1



Fig. 6

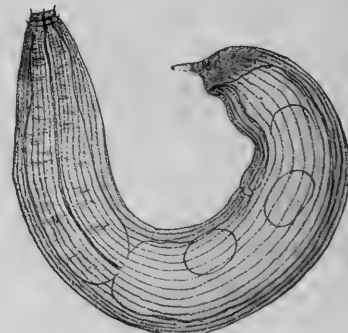


Fig. 4

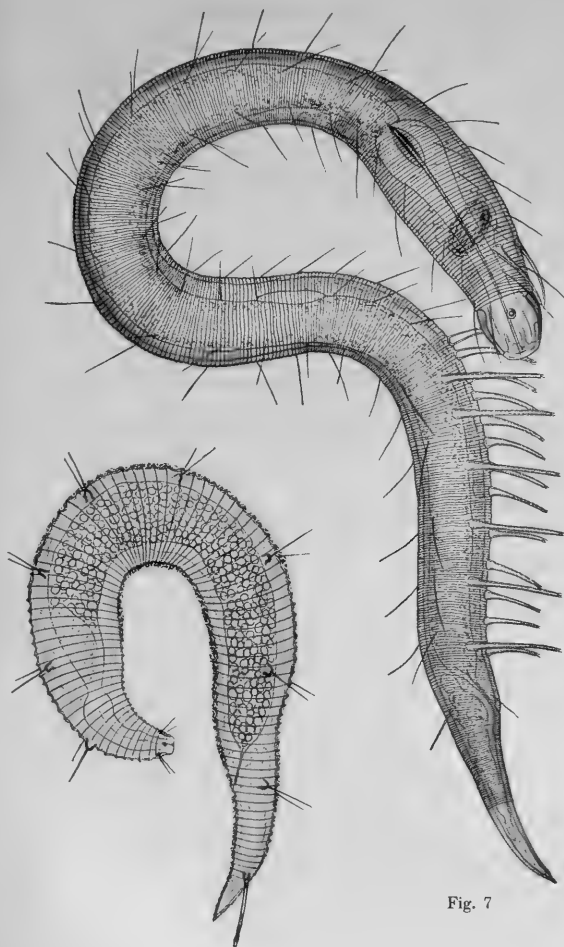


Fig. 8

Fig. 7

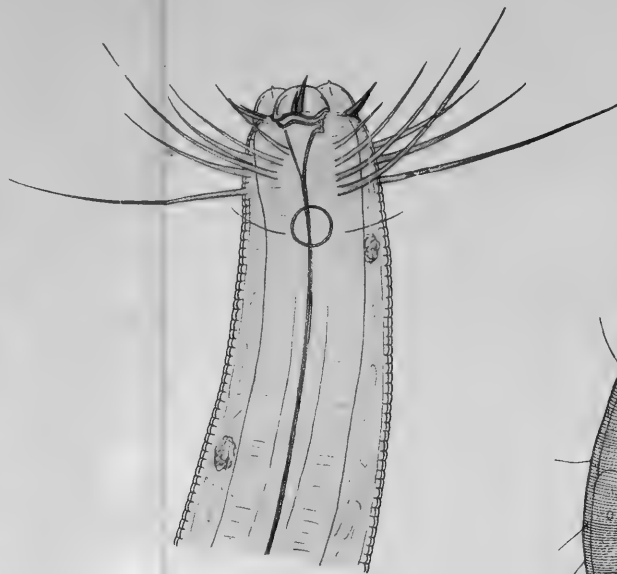


Fig. 9



Fig. 10

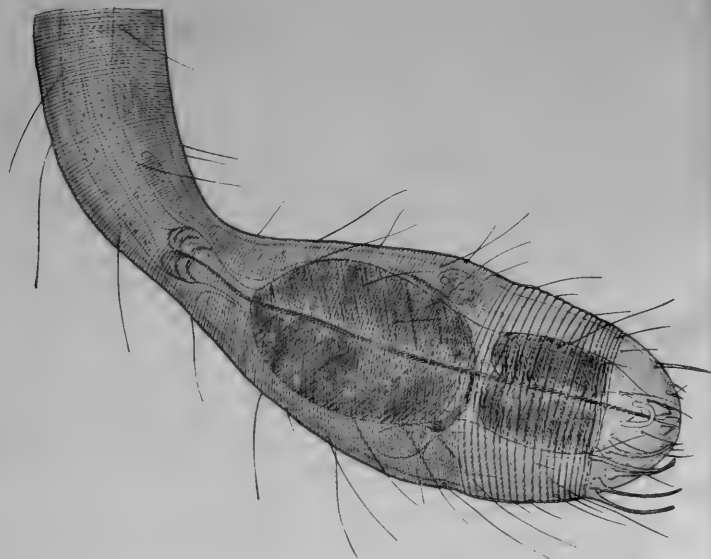


Fig. 11

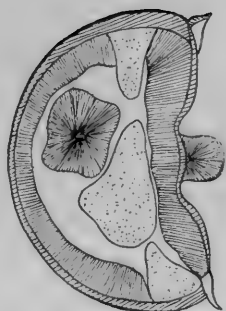


Fig. 12



Fig. 14



Fig. 13



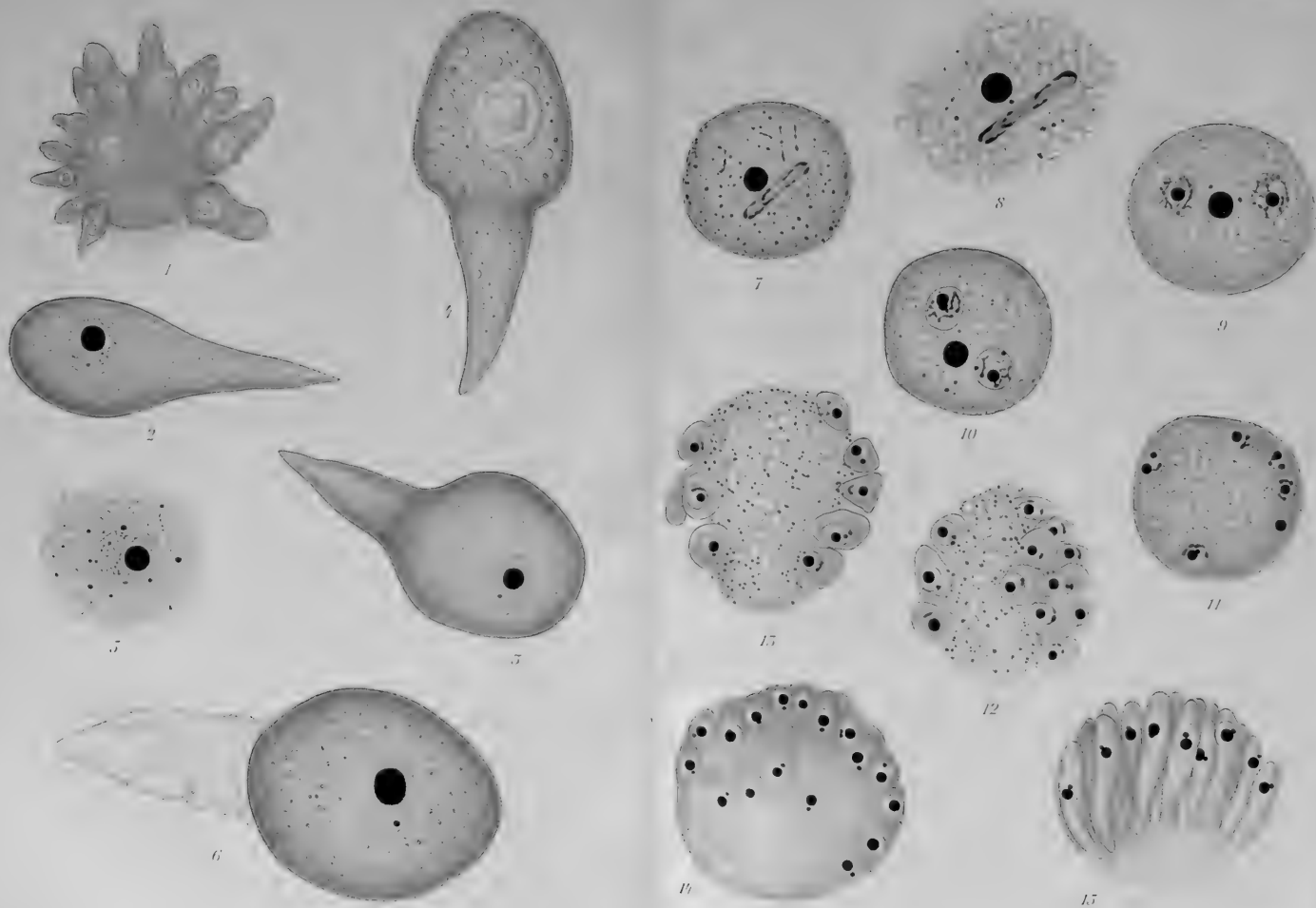
Fig. 15

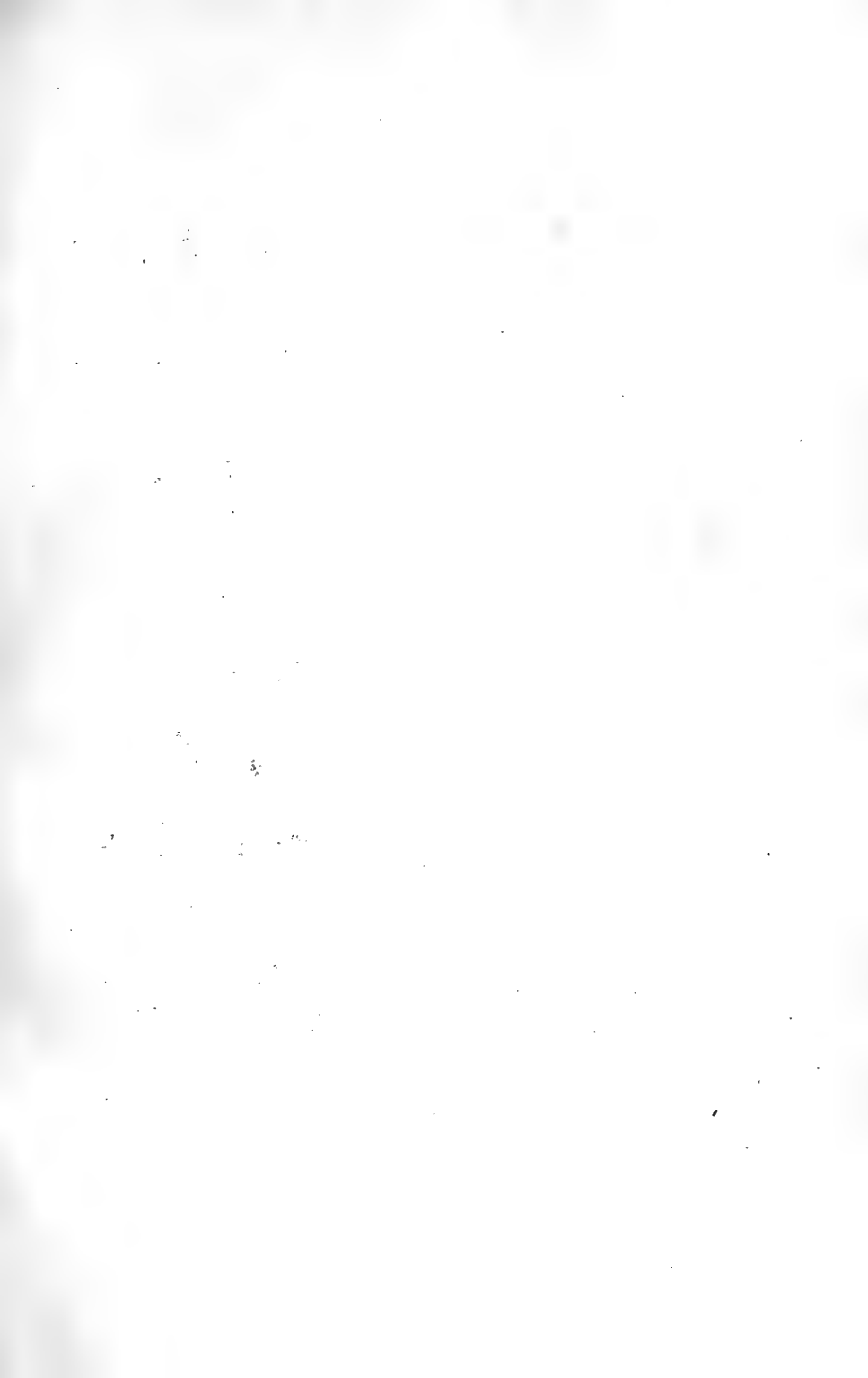


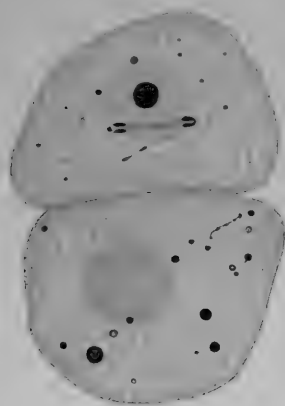
Fig. 16



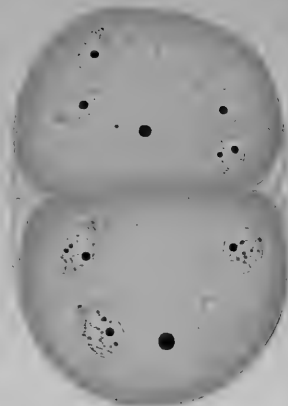




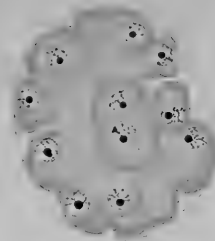




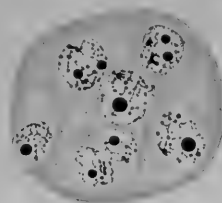
16



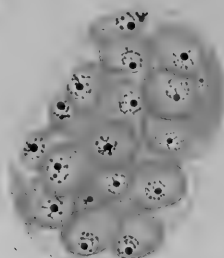
19



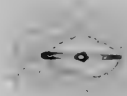
21



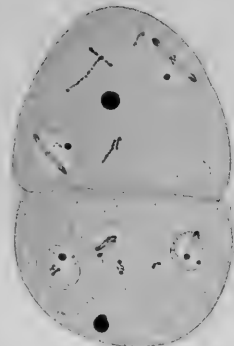
25



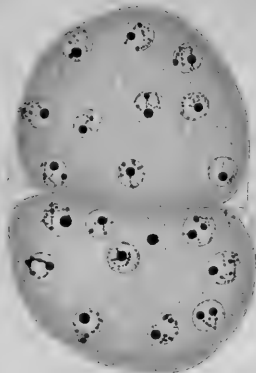
22



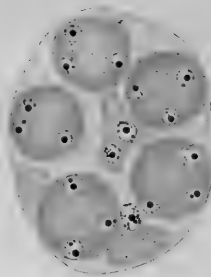
18



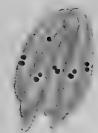
17



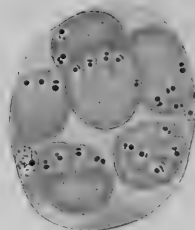
20



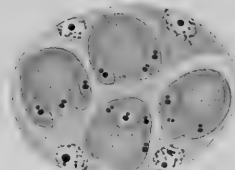
24



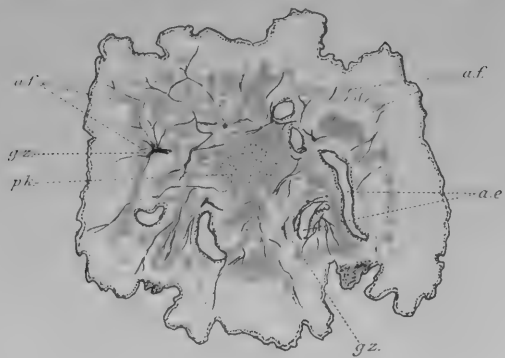
27



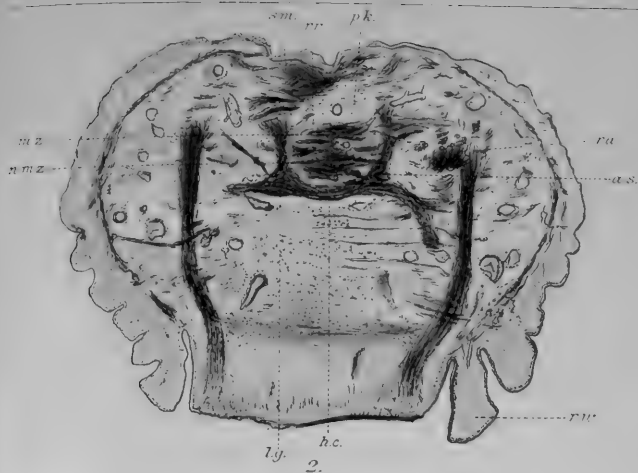
23



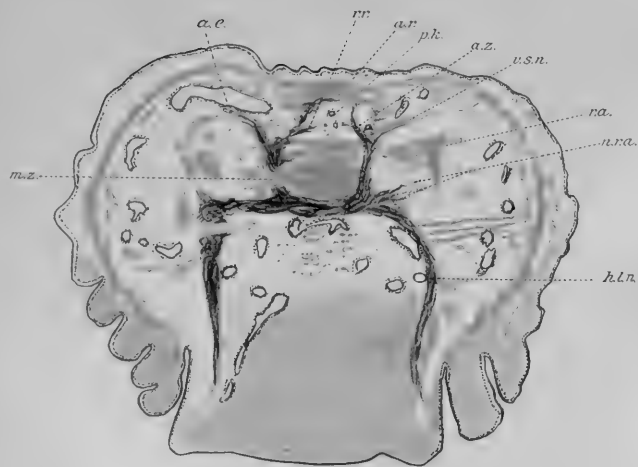
26



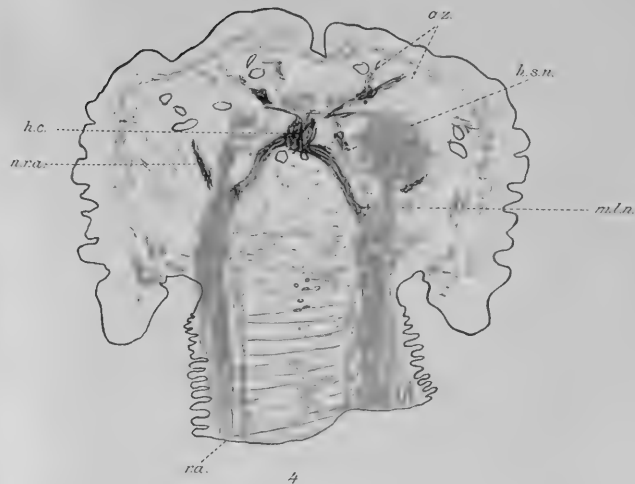
1



2.

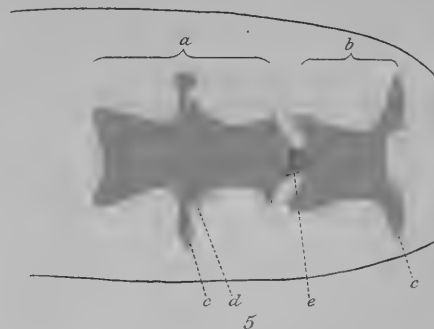
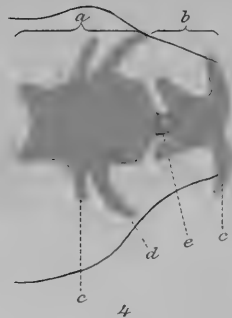
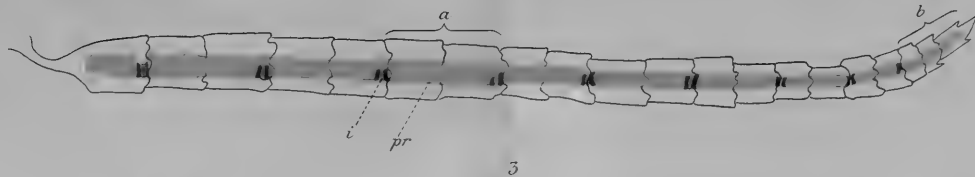
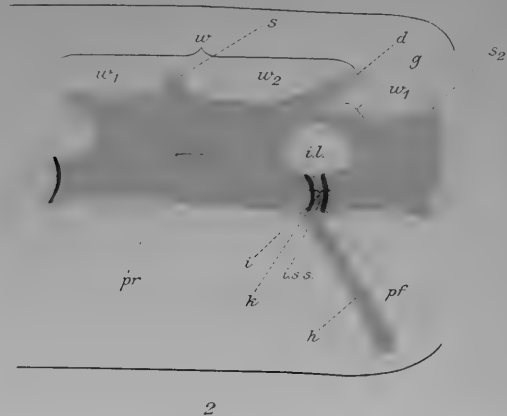
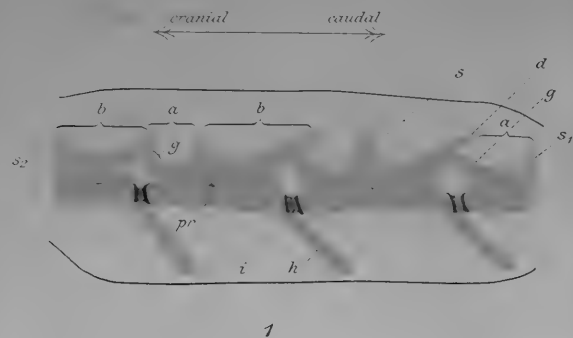


3

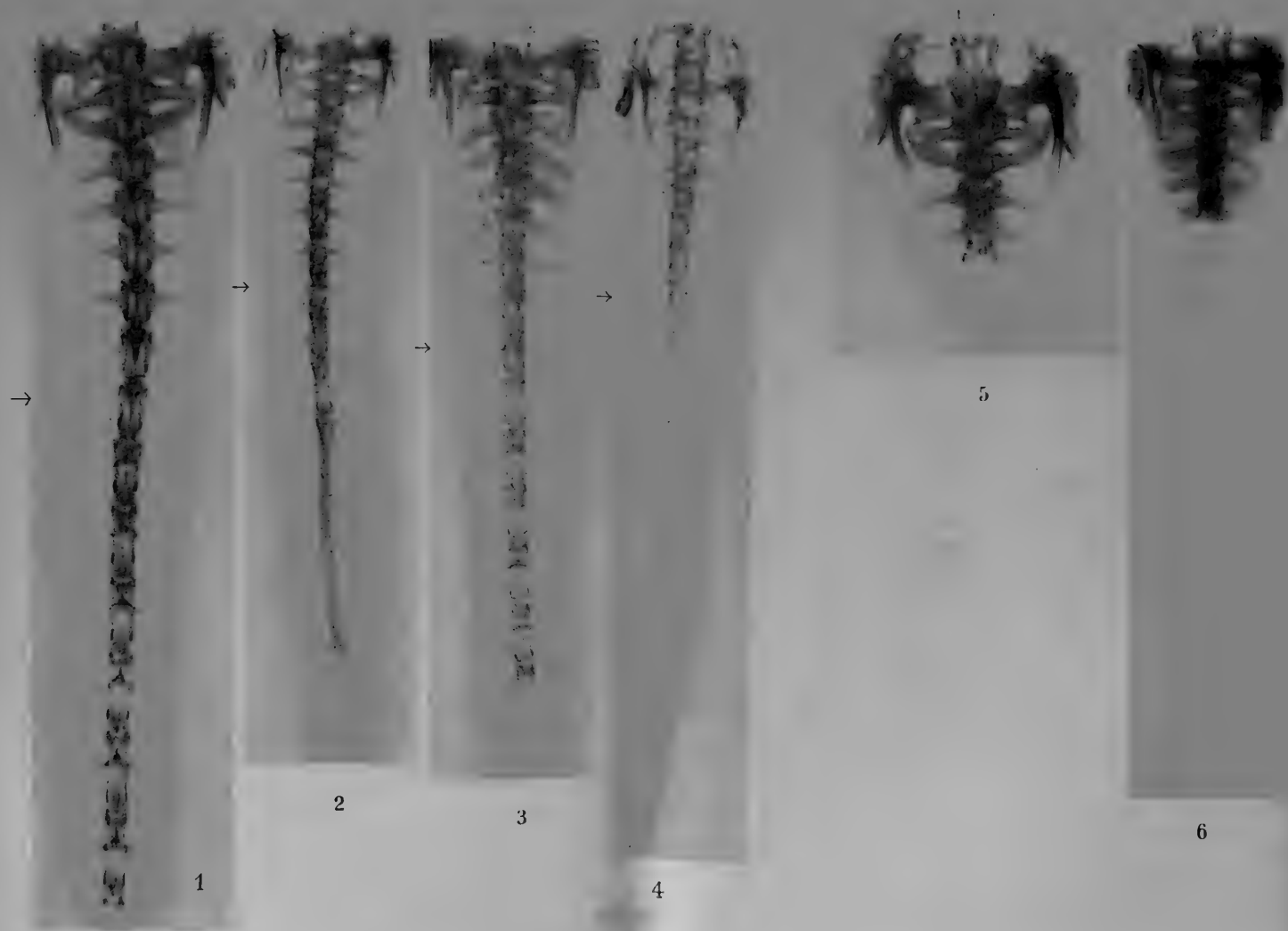


4



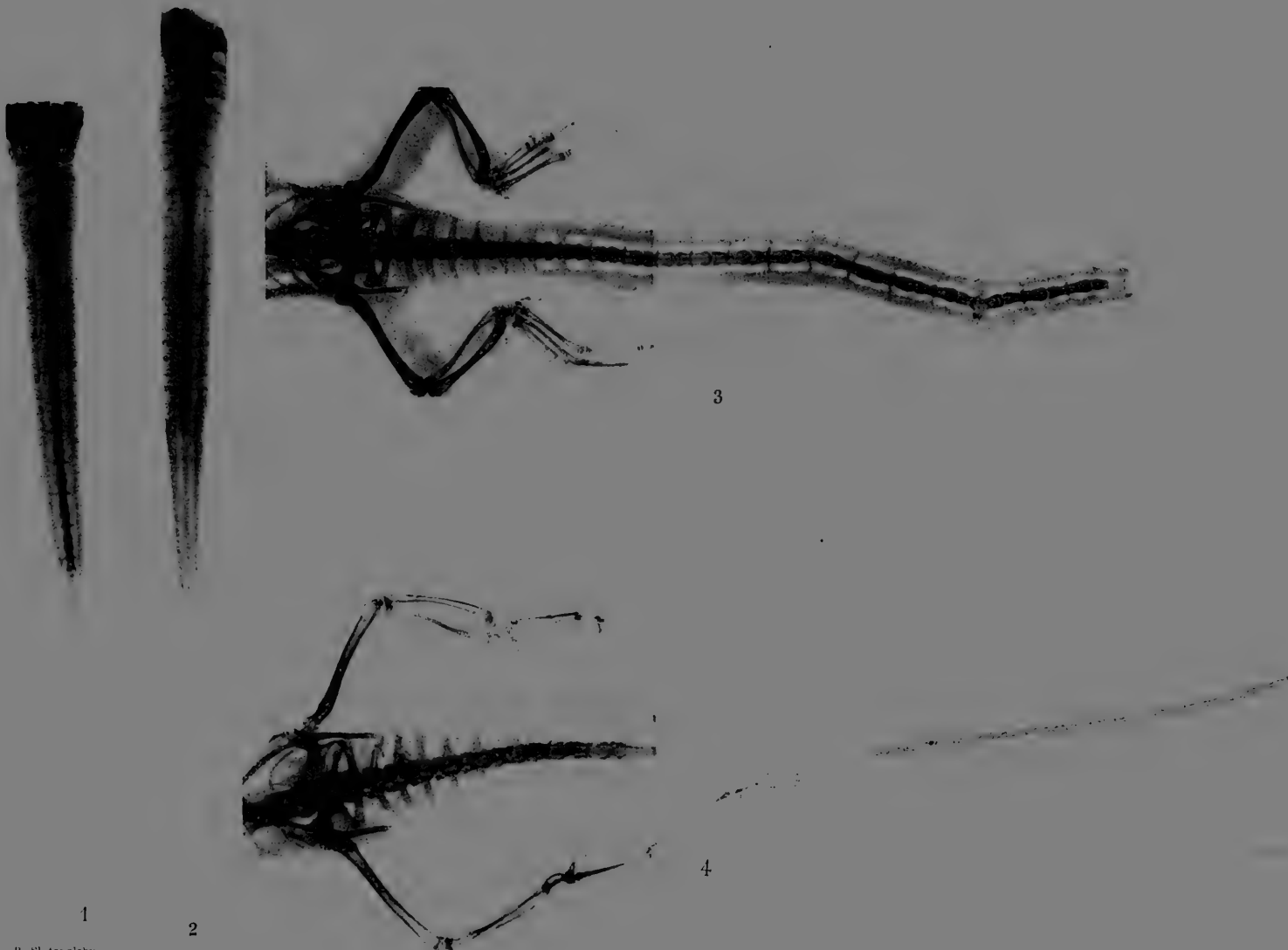










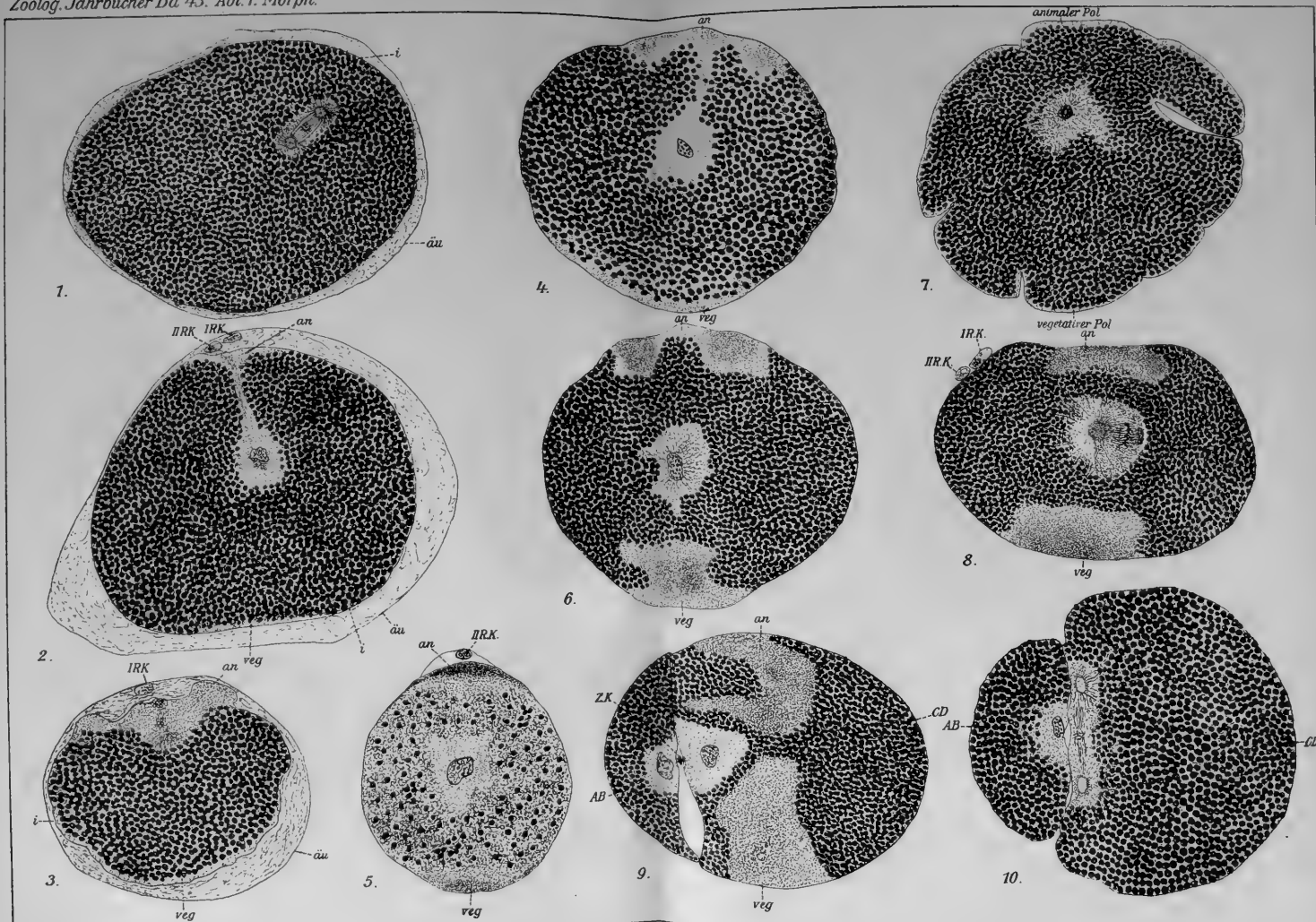


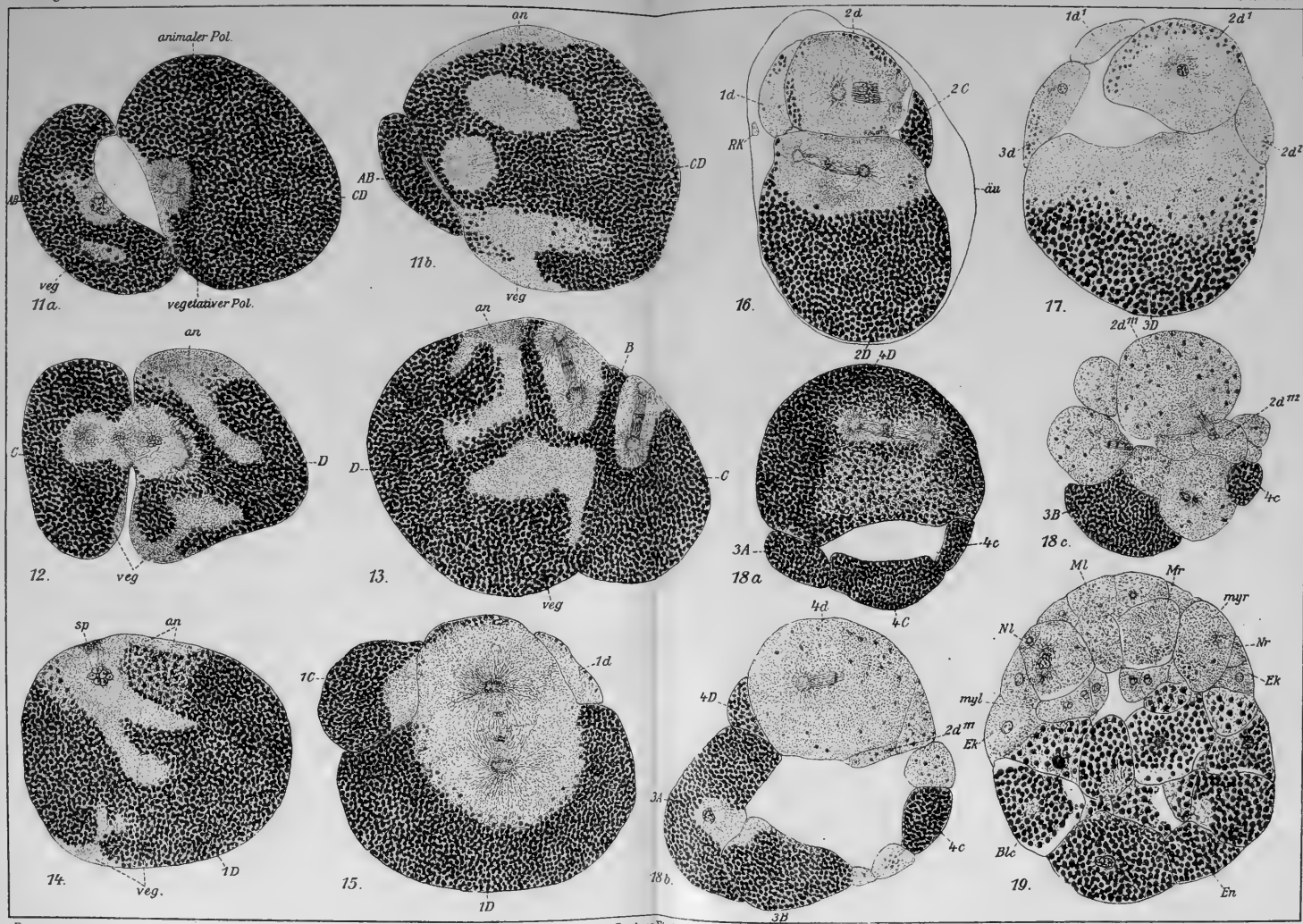
B. Slotopolsky.

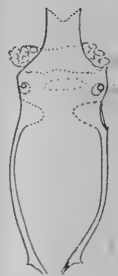
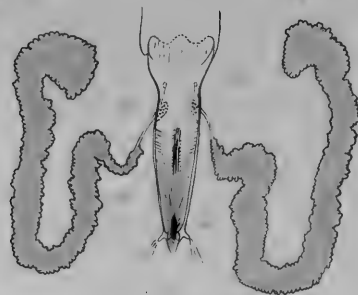
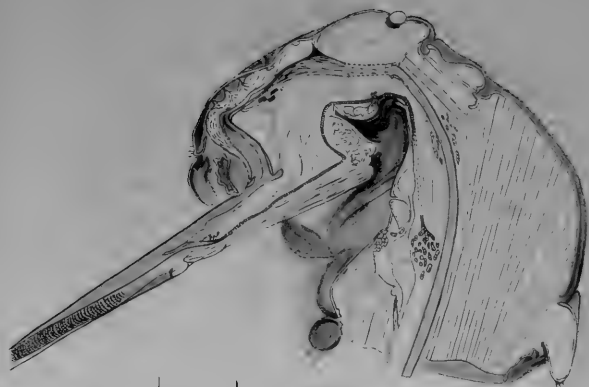
J. B. Obernetter, München repr.

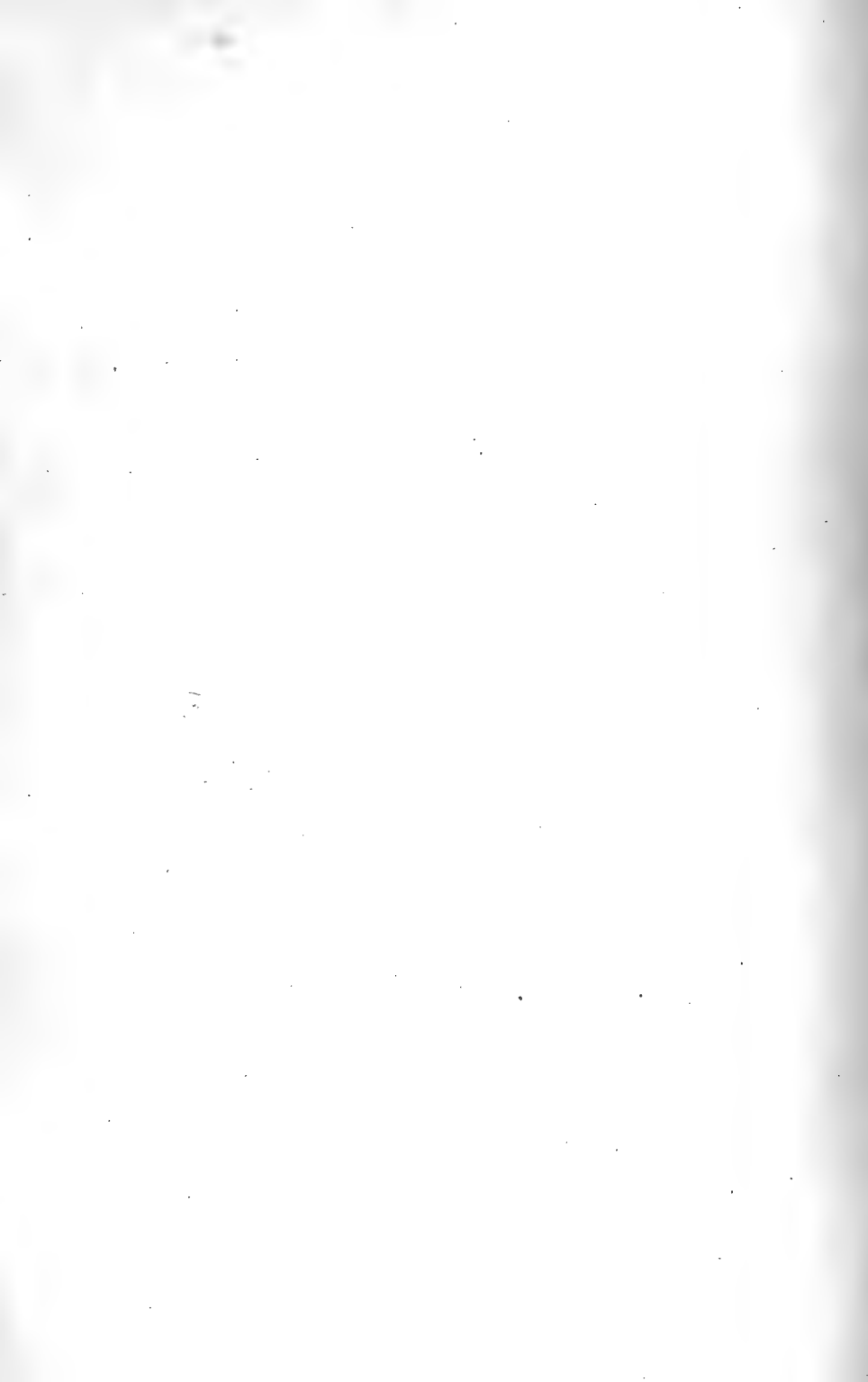
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

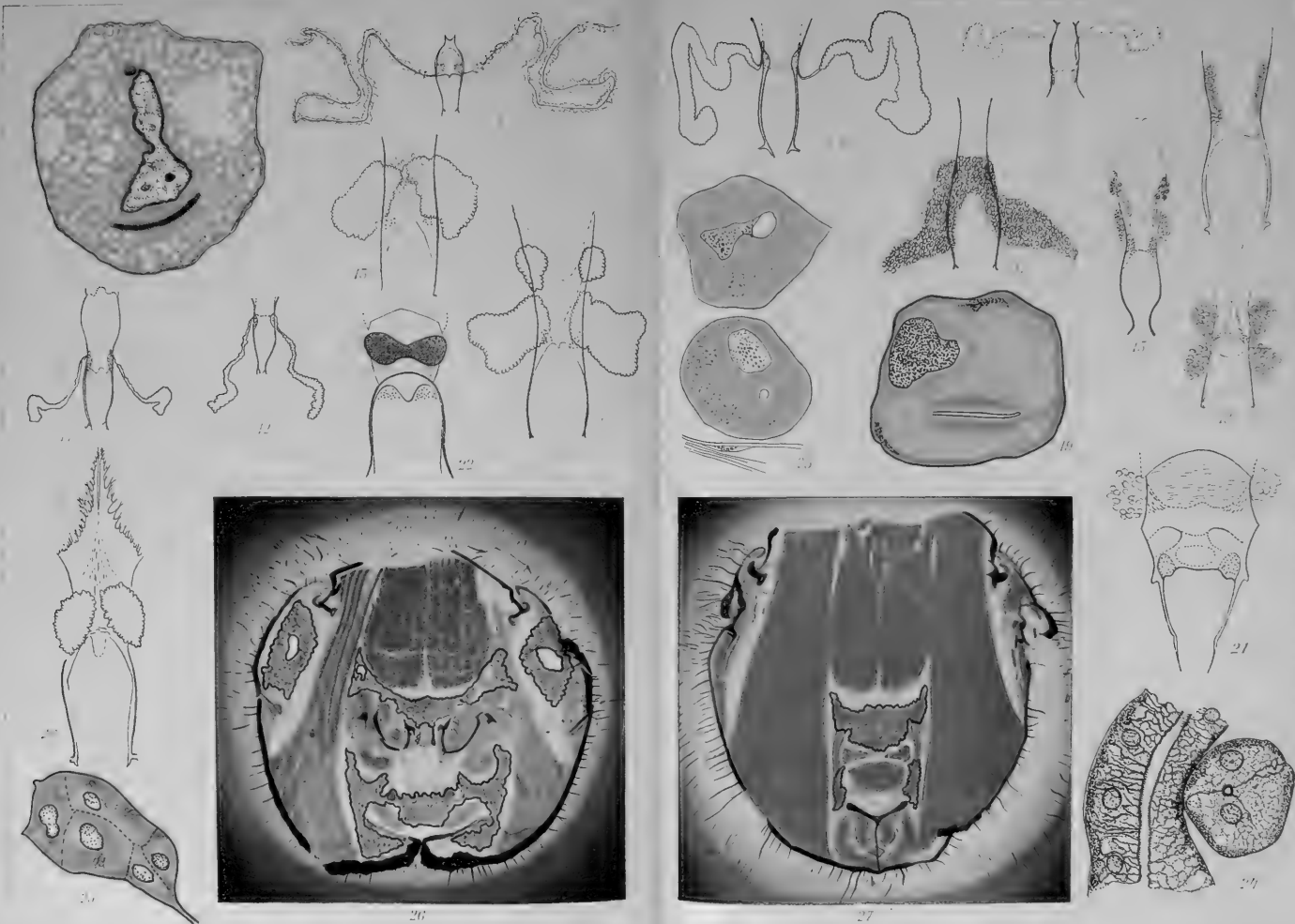


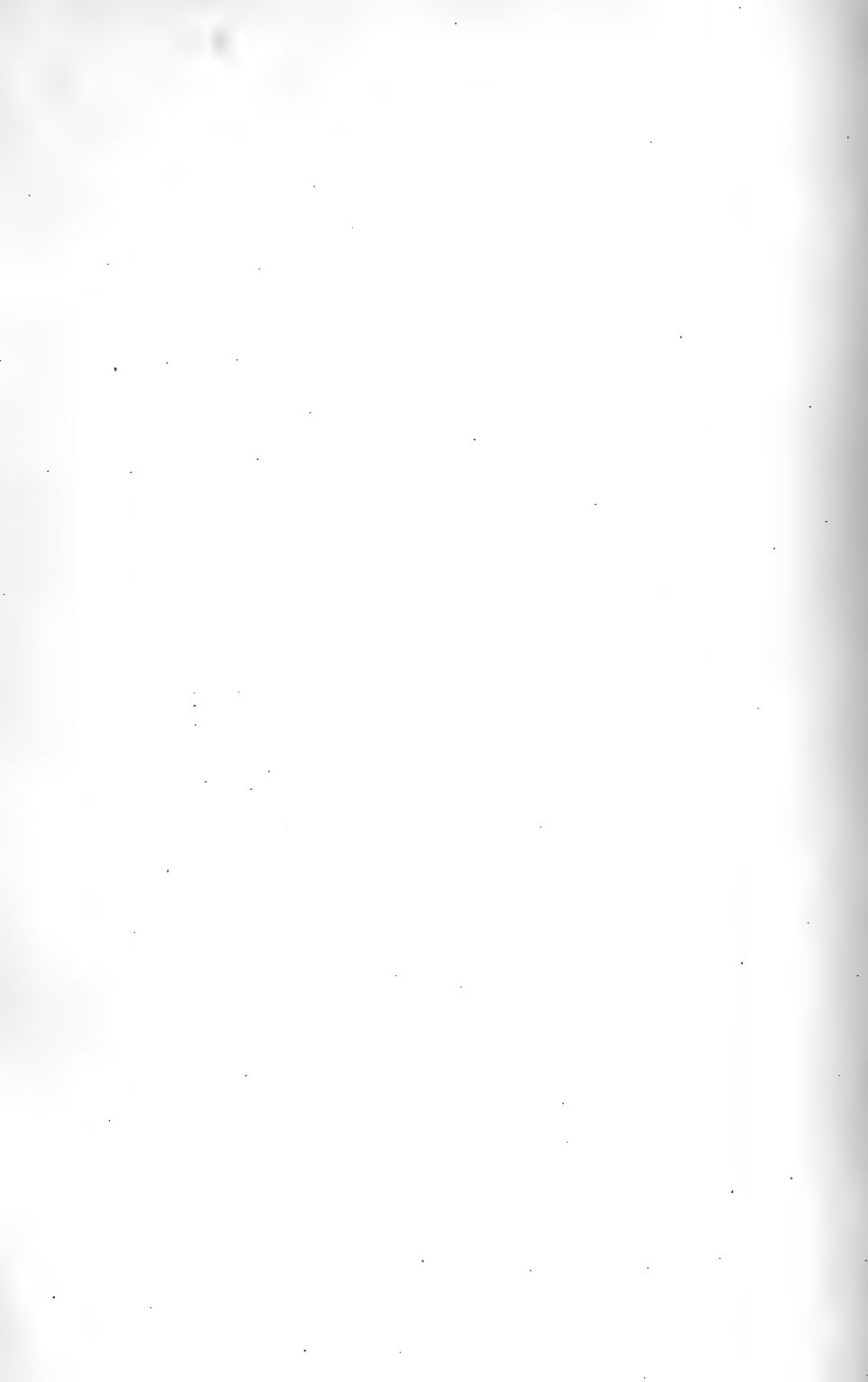


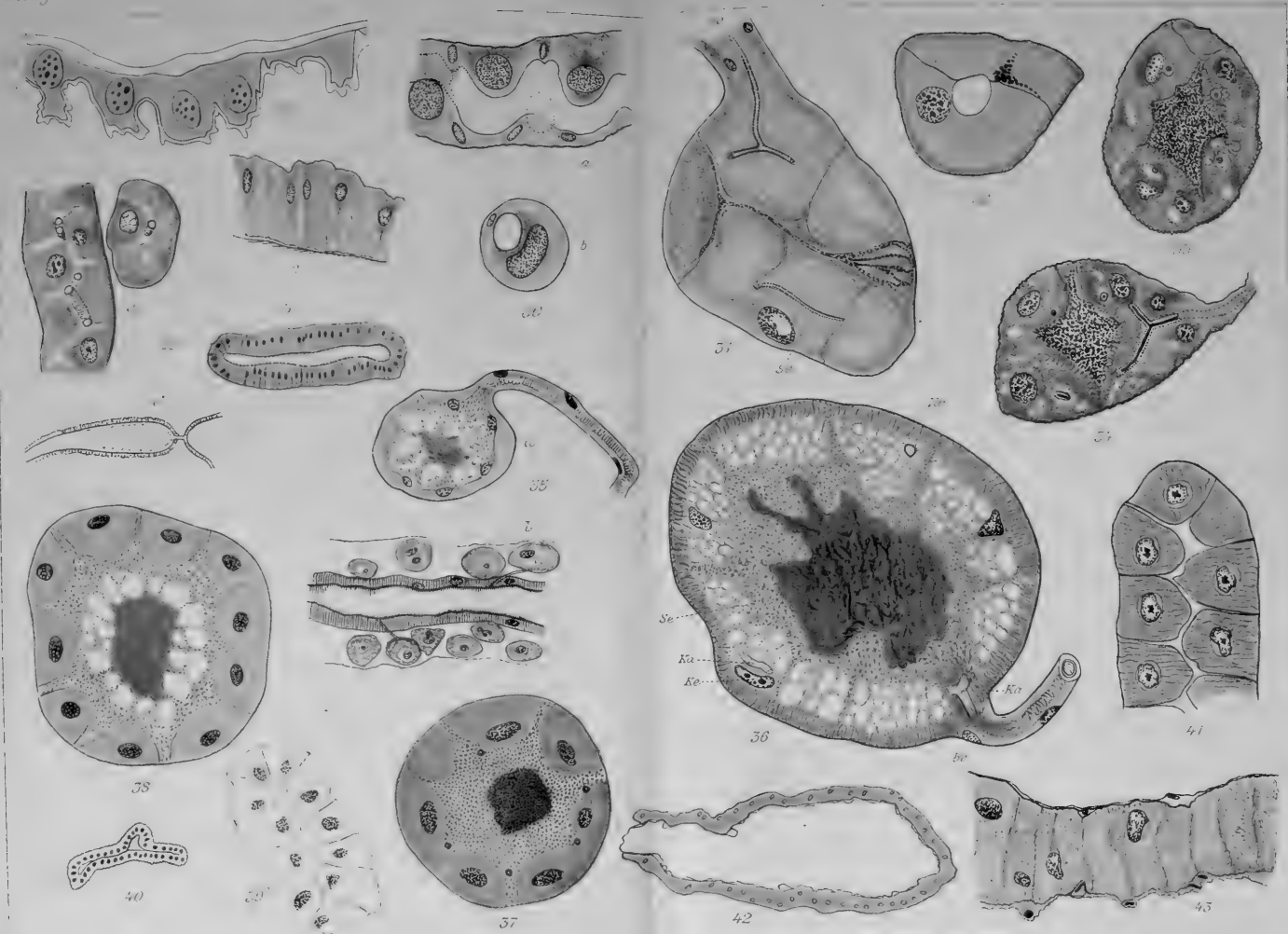




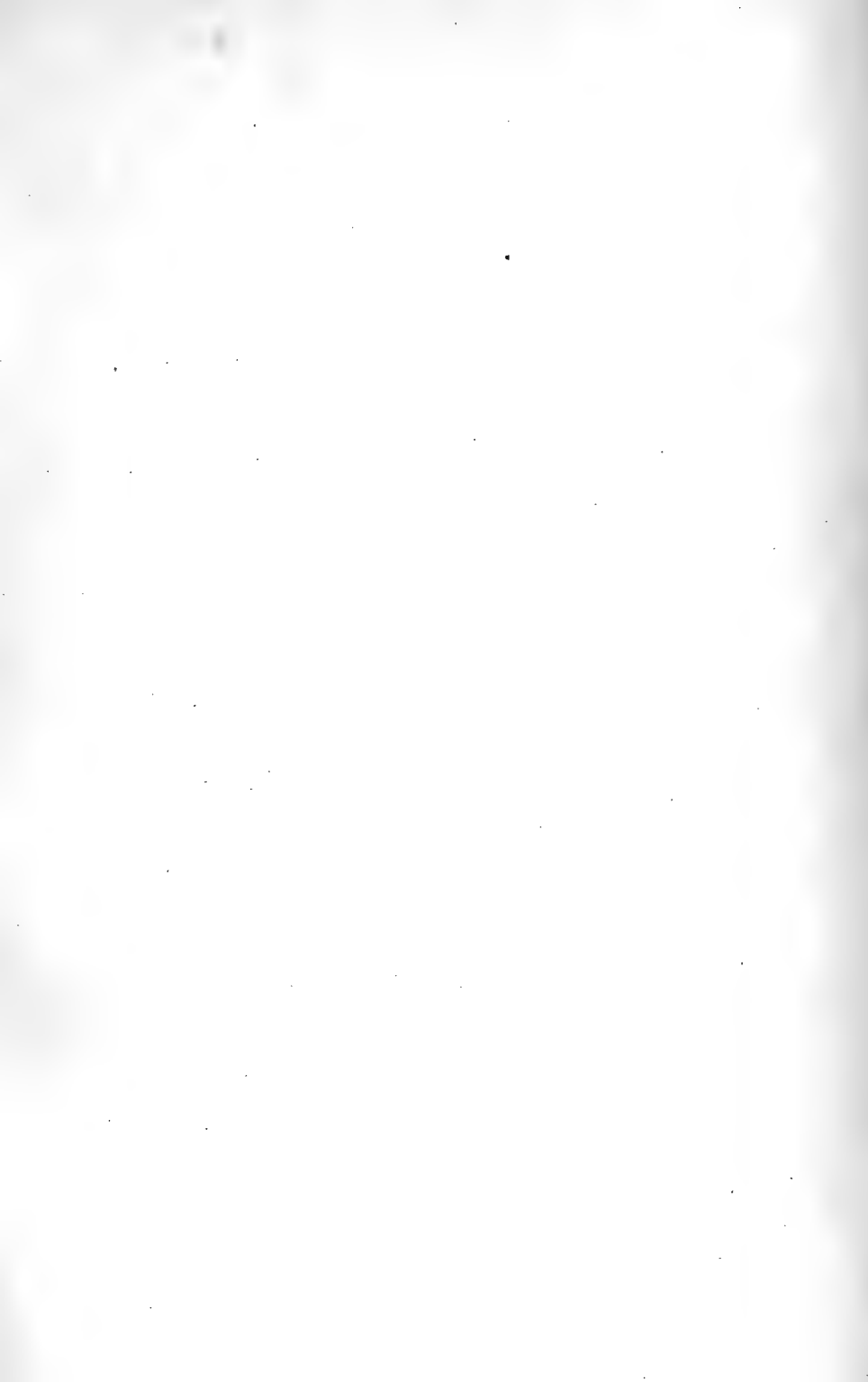


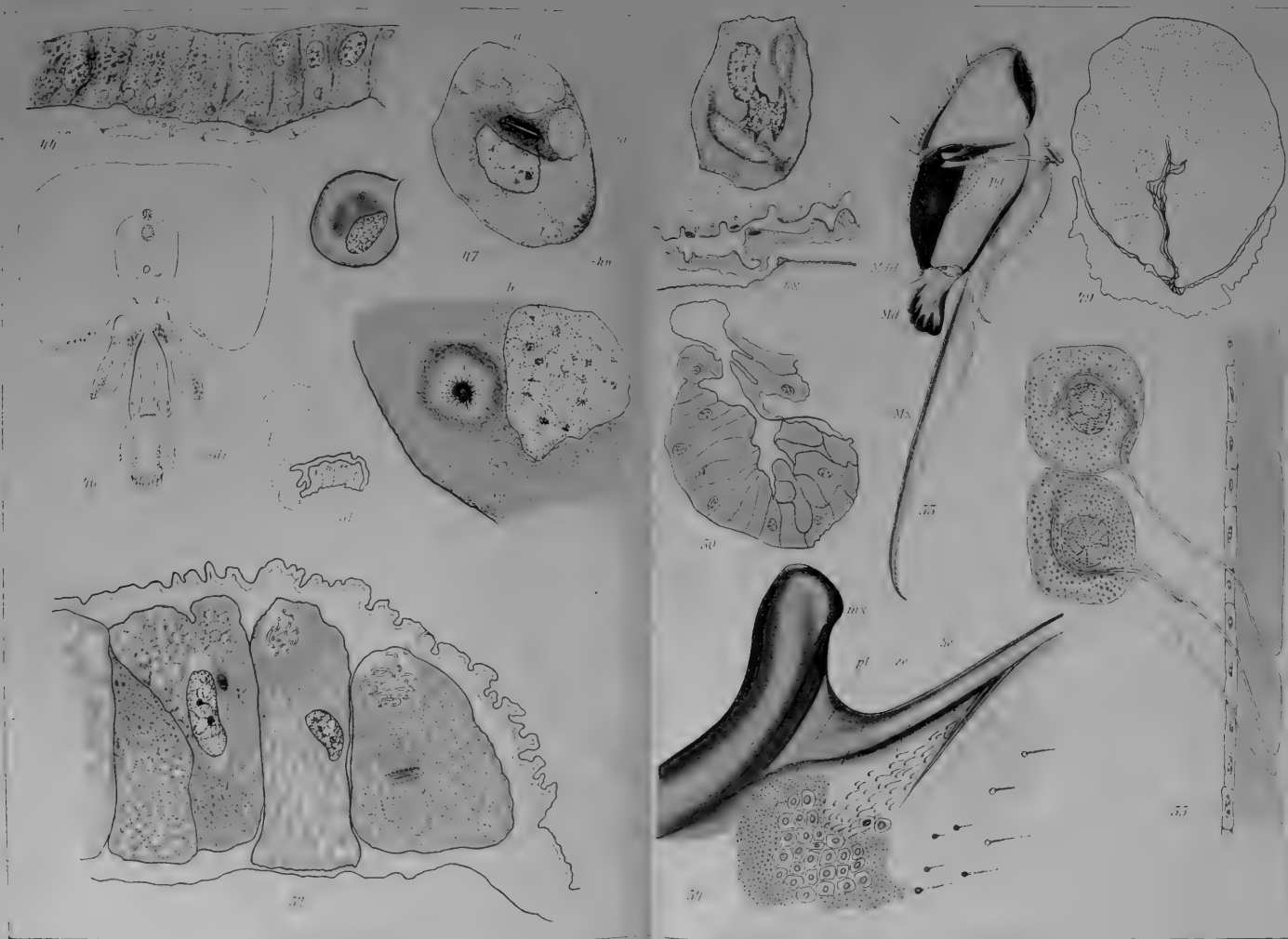


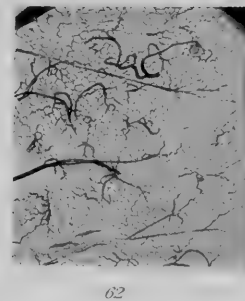
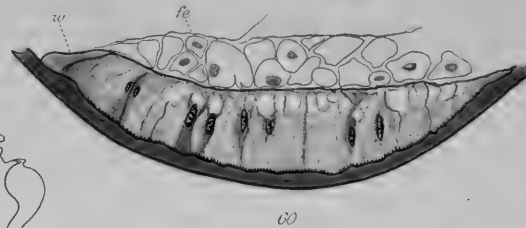
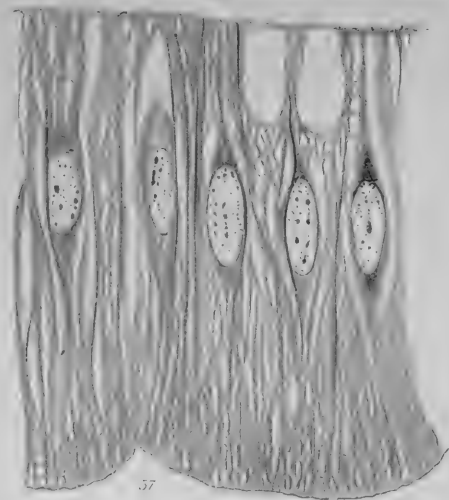
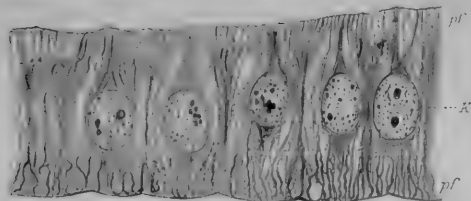
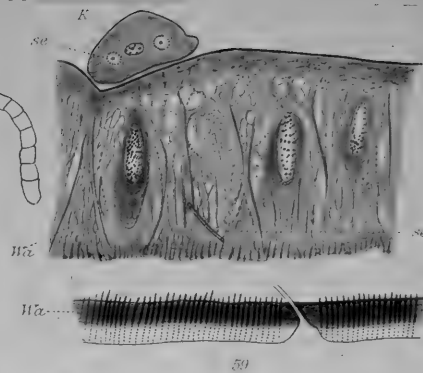
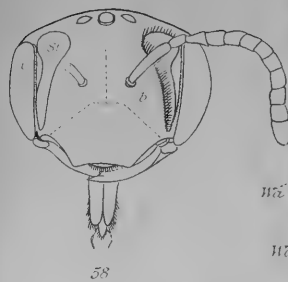
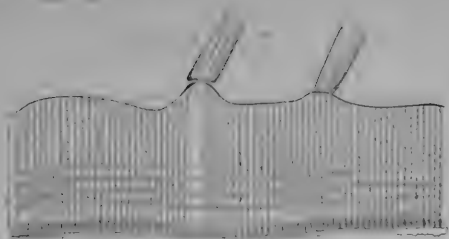


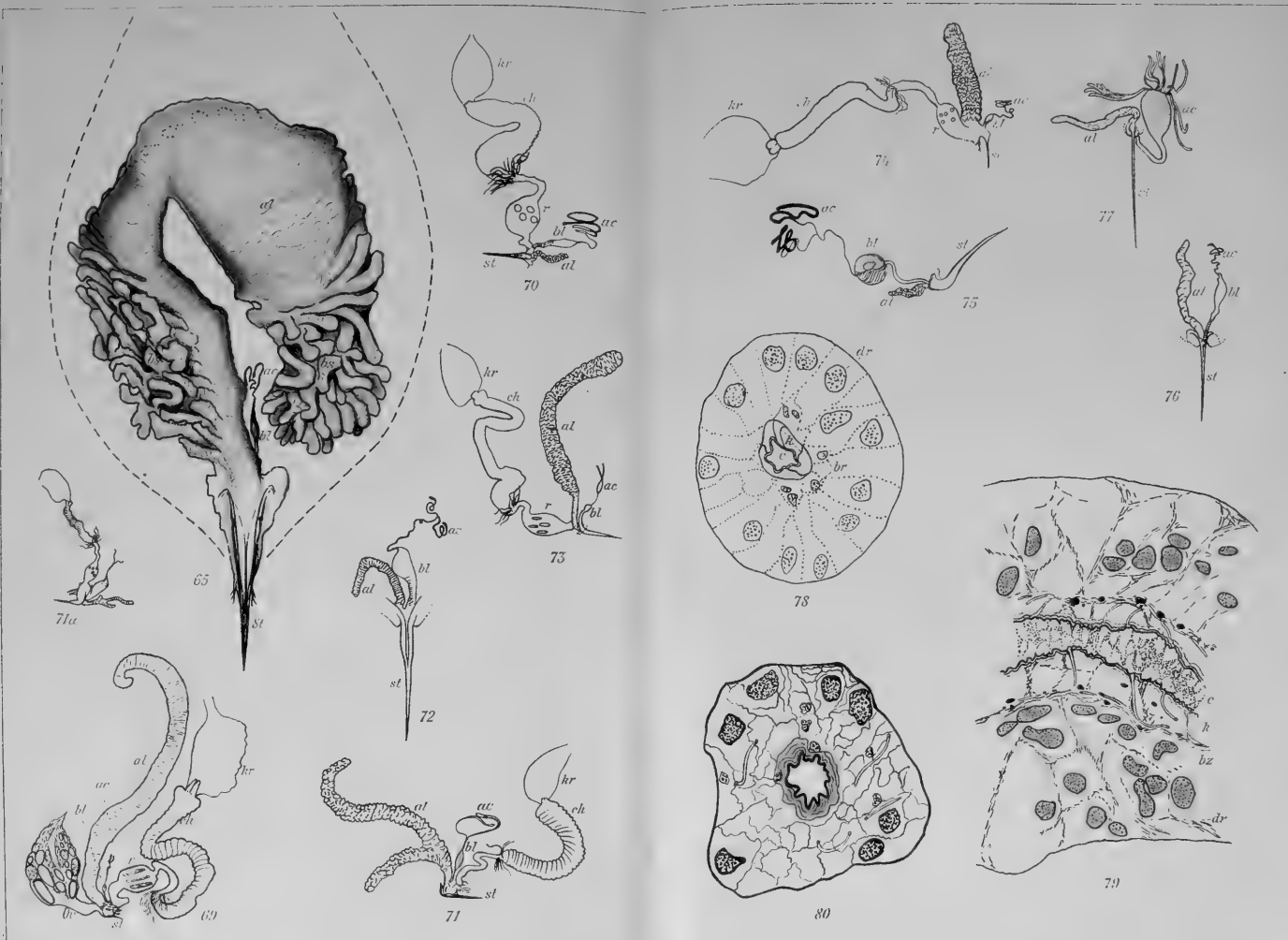


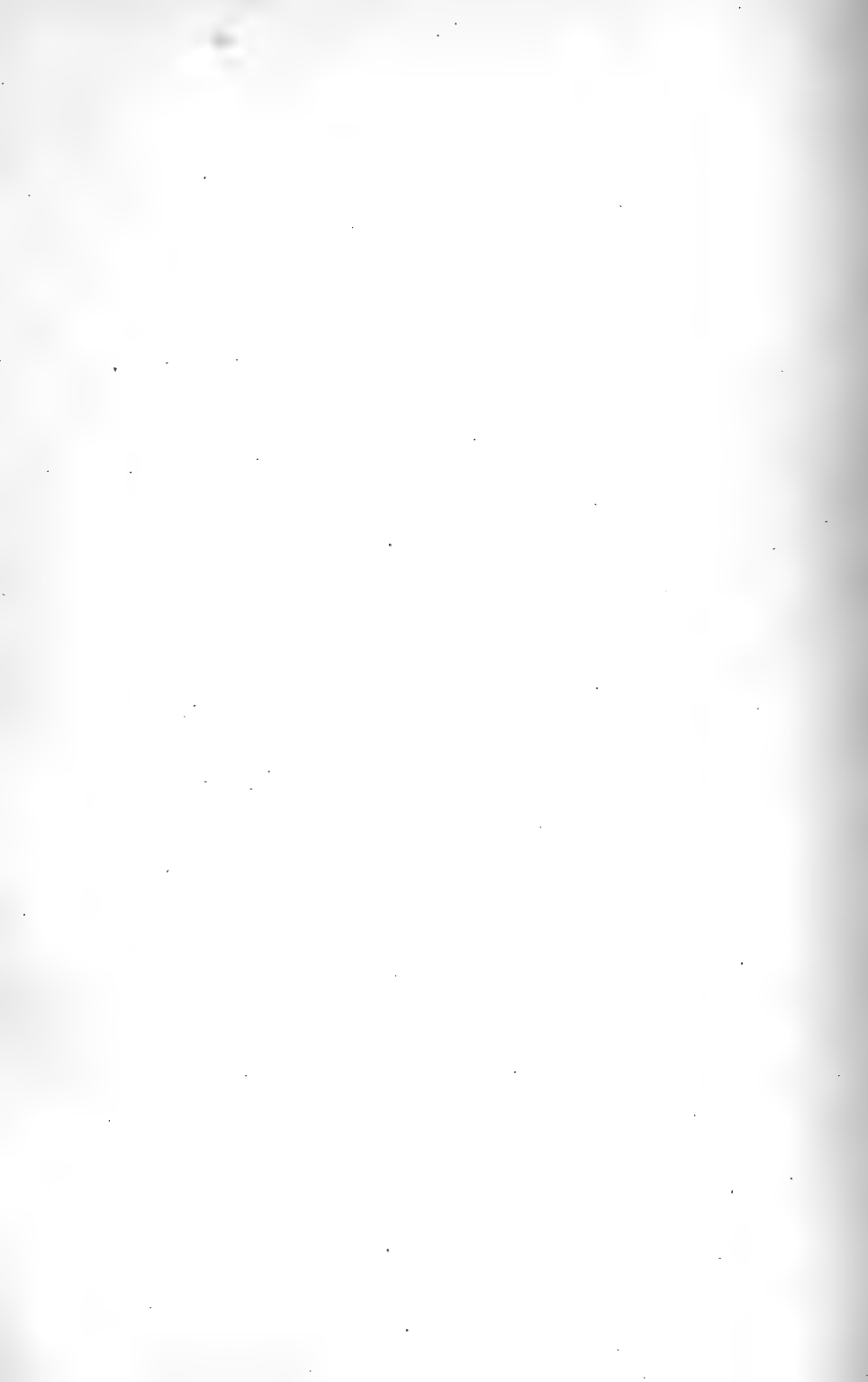


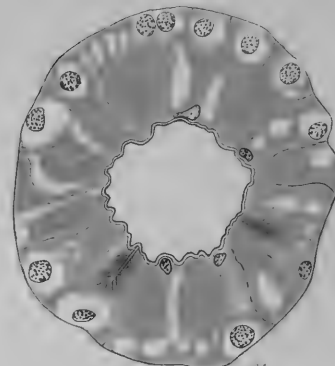
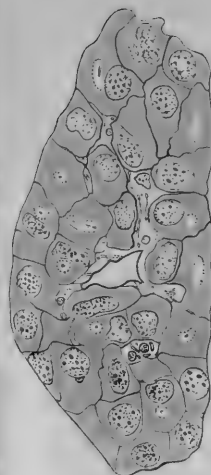
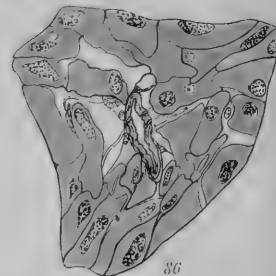
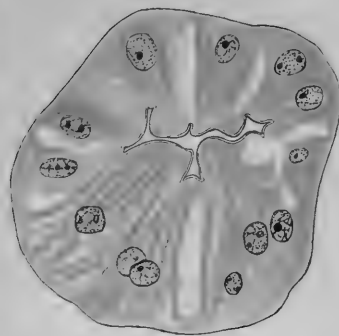
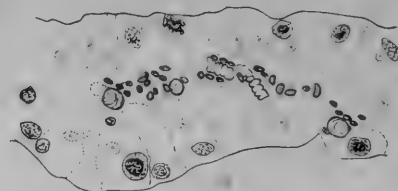
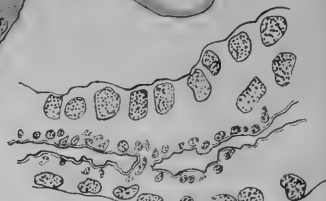
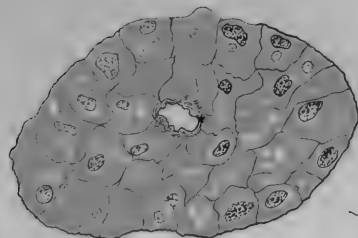
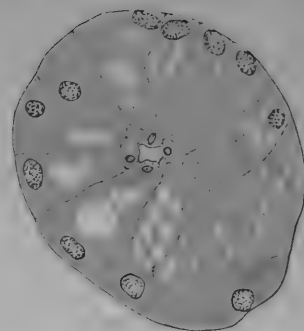
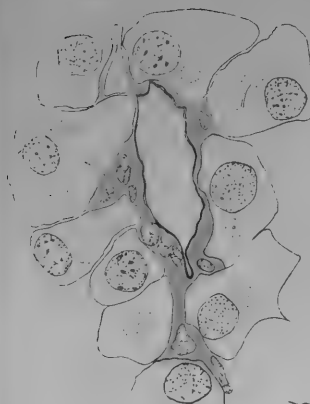
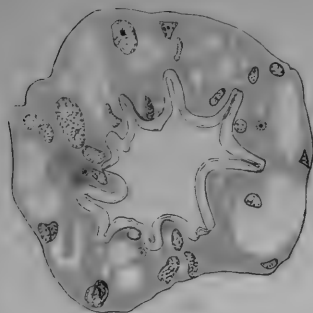










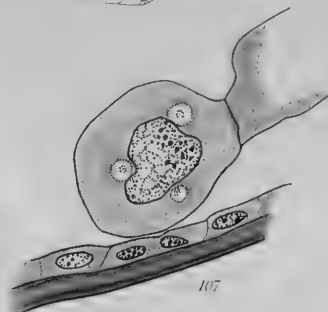
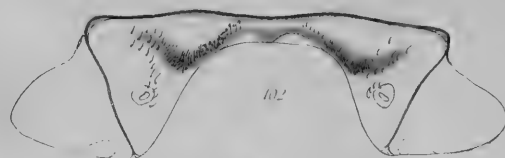
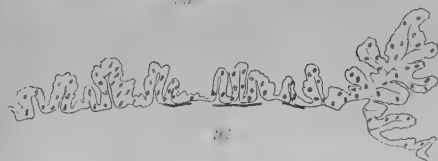
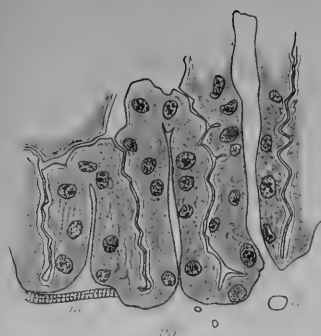
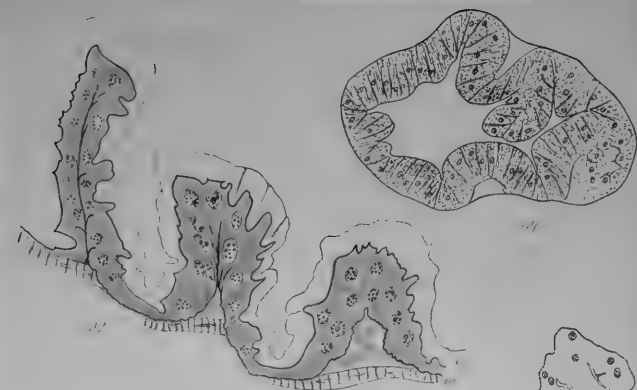


87

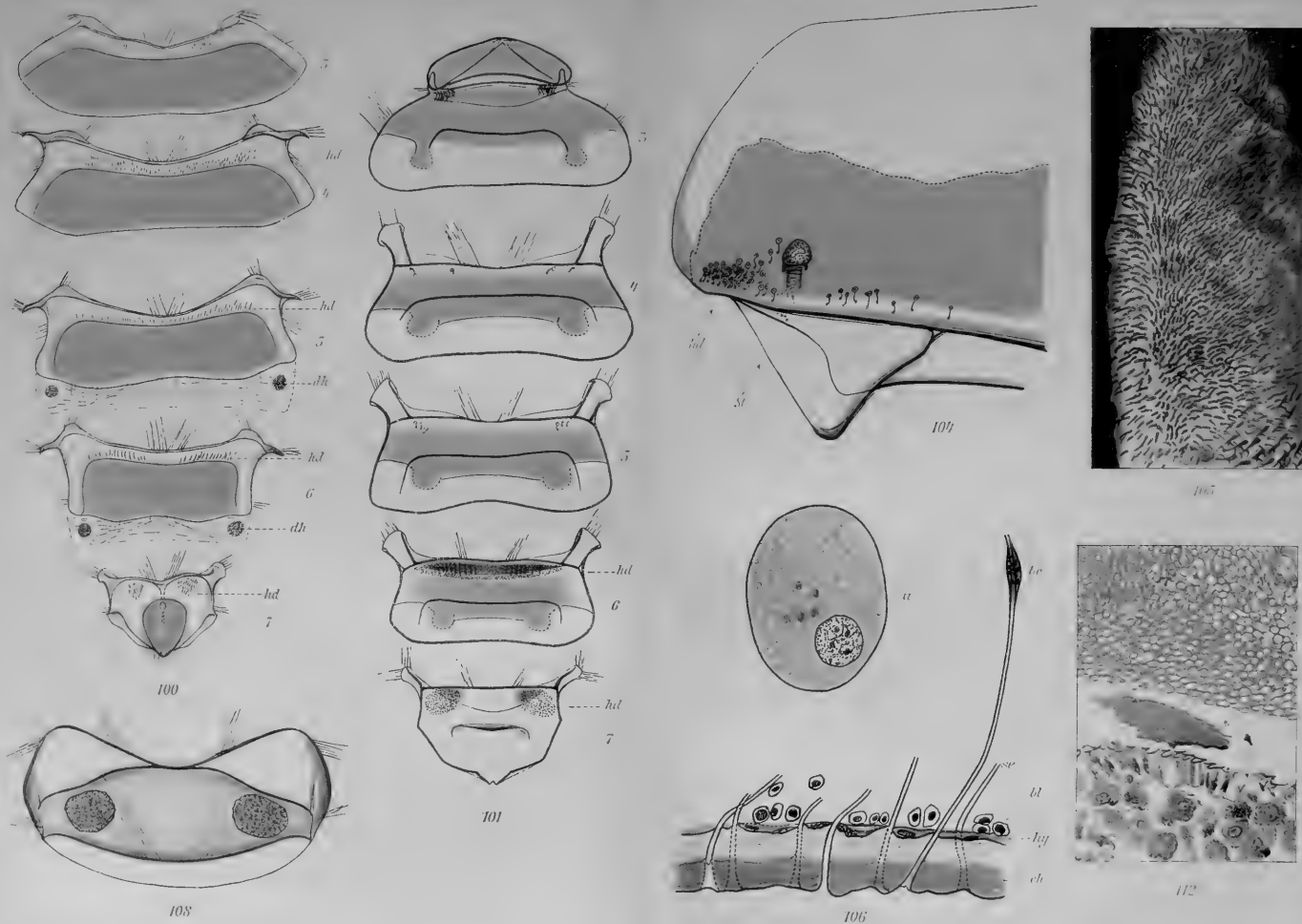
88

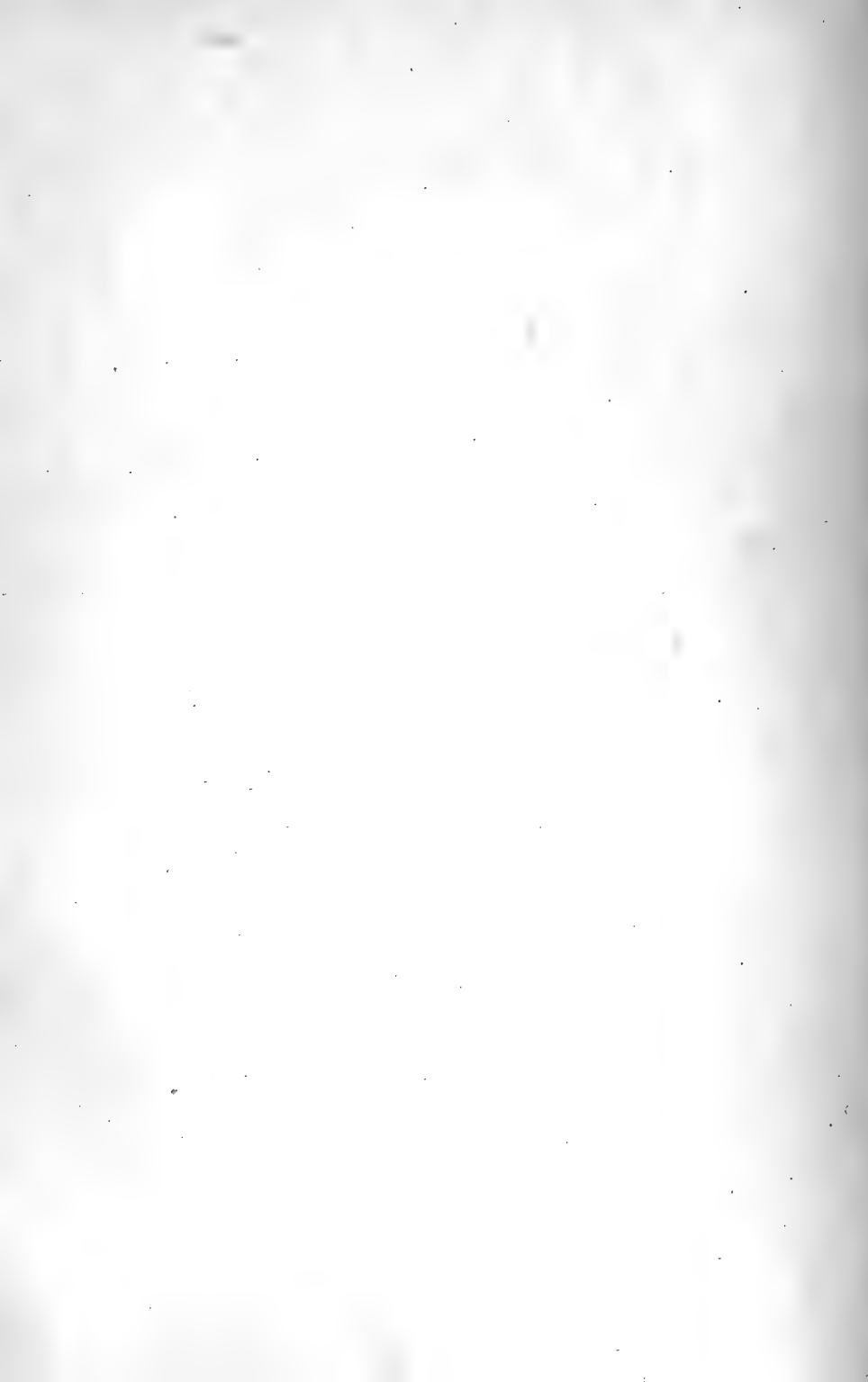
89

90







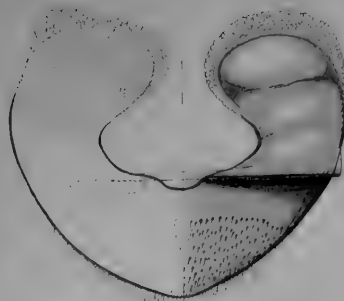




110



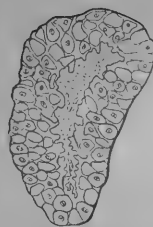
115



111



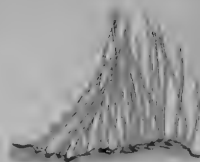
113



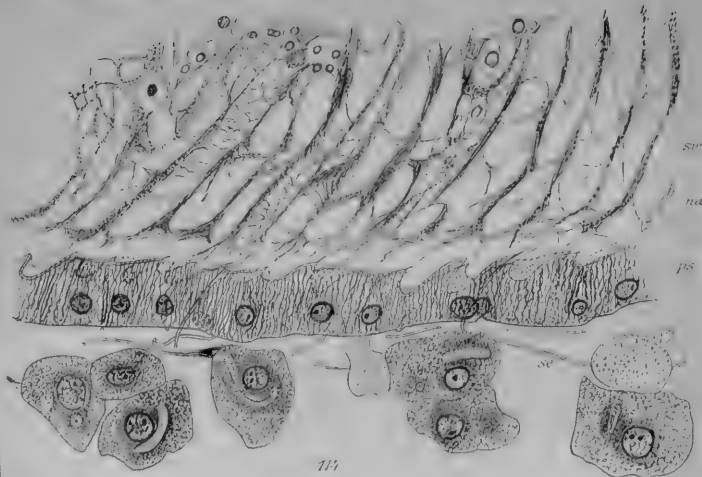
116



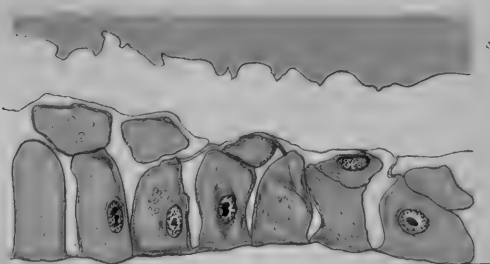
117



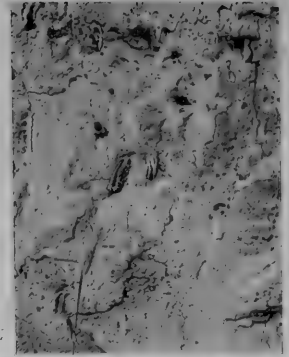
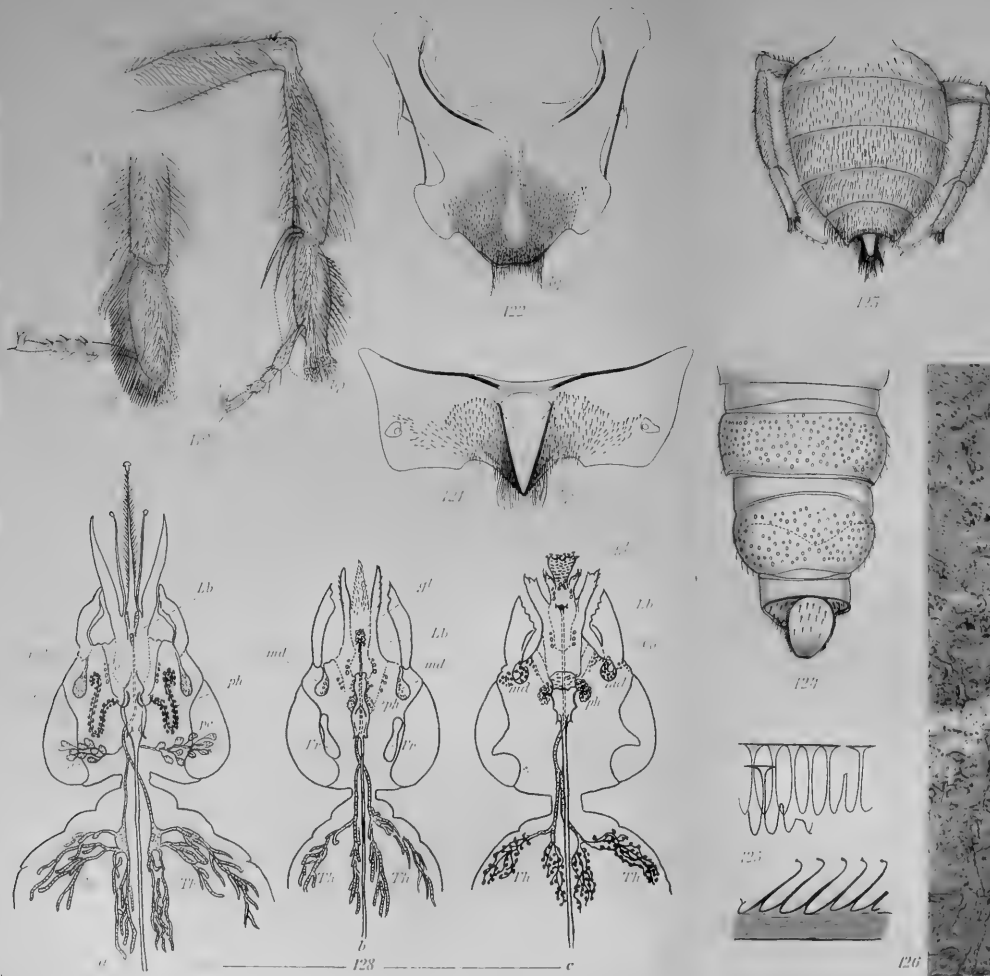
120



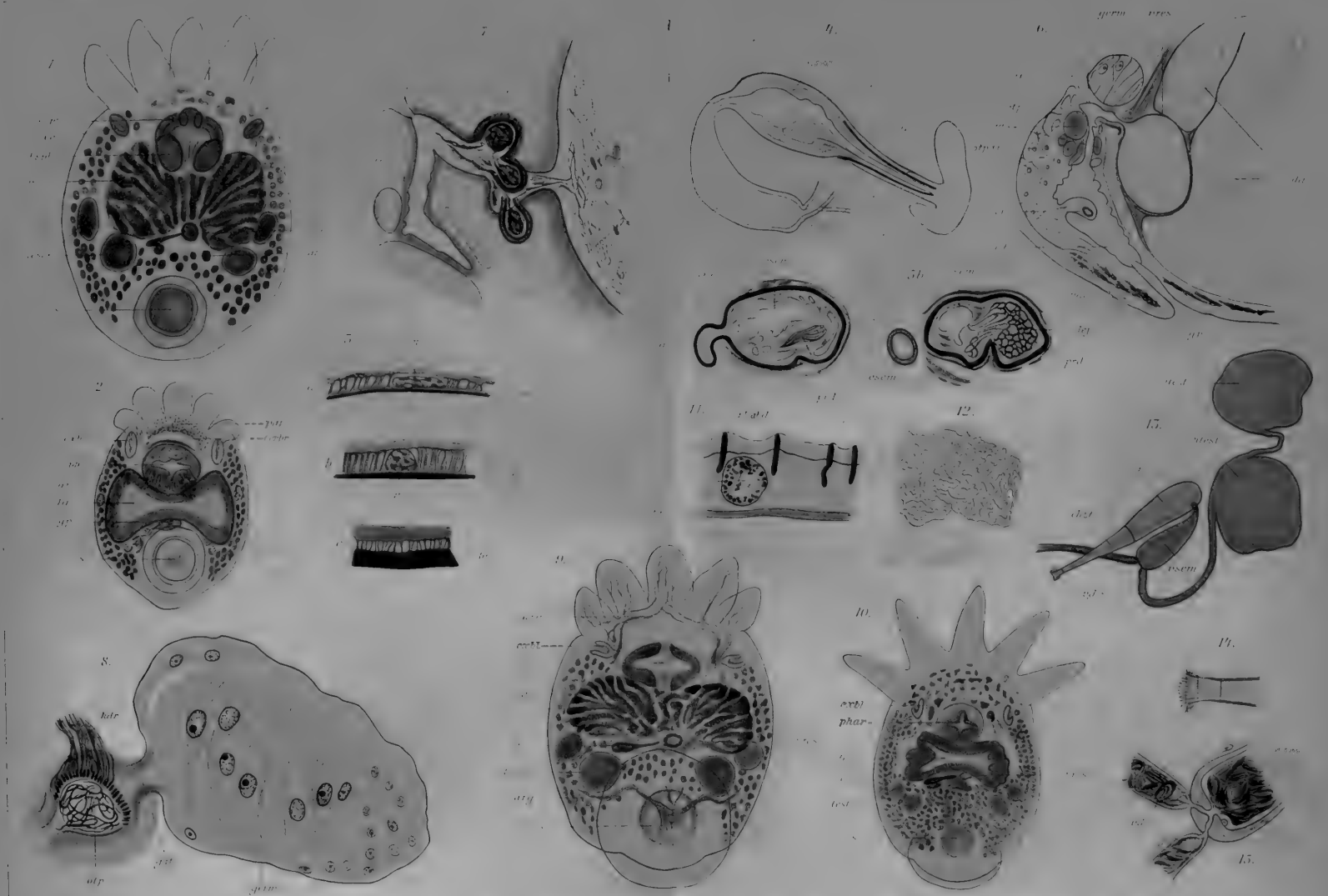
114



118









MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04650

